Untersuchungen über den Lichtgenuss der Pflanzen mit Rücksicht auf die Vegetation von Wien, Cairo und Buitenzorg (Java)

Photometrische Untersuchungen auf pflanzenphysiologischem Gebiete)

(Zweite Abhandlung)

von

J. Wiesner,
w. M. k. Akad.

(Mit 4 Curventafeln.)

Einleitung.

In dem ersten Theile meiner »Photometrischen Untersuchungen«[1] wurde vor Allem auf die Wichtigkeit von Messungen der Lichtintensität zu pflanzenphysiologischen Zwecken die Aufmerksamkeit gelenkt.

Sodann wurde im Anschlusse an die bekannten Untersuchungen von Bunsen und Roscoe über das photochemische Klima eine für den unmittelbaren Gebrauch im Freien adaptirte Methode zur Bestimmung der chemischen Lichtintensität entwickelt, und an der Hand derselben eine Reihe von orientirenden Versuchen über den Einfluss der sogenannten chemischen Lichtintensität auf den Gestaltungsprocess der Pflanzenorgane vorgeführt.

---

[1] Photometrische Untersuchungen auf pflanzenphysiologischem Gebiete. Erste Abhandlung. Orientirende Versuche über den Einfluss der sogenannten chemischen Lichtintensität auf den Gestaltungsprocess der Pflanzenorgane. Diese Berichte, Bd. 102, Abth. I (1893). Diese Abhandlung wird in der Folge kurz citirt: »Phot. Unters. I«.

Die vorliegende zweite Abhandlung meiner »Photometrischen Untersuchungen« verfolgt den Zweck, auf Grund messender Versuche den factischen Lichtgenuss der Pflanzen zu ermitteln. Über diesen Gegenstand habe ich bereits im ersten Theile[1] einige in Wien angestellte Beobachtungen bekannt gegeben.

Meine Versuche über die von den Botanikern bisher noch nicht durch Messung, sondern bloss auf den Augenschein hin beurtheilten Lichtverhältnisse der Pflanzen wurden in den letzten Jahren (zwischen Herbst 1892 und Sommer 1895) durchgeführt, und zwar in Wien, in Buitenzorg (auf Java) und in Cairo.[2]

Die Wiener Beobachtungen fallen in die Jahre 1892—1895, die Buitenzorger Beobachtungen in die Monate November und December des Jahres 1893 und in die Monate Januar und Februar des Jahres 1894. Auf der Rückreise von Java nach Europa hielt ich mich vom 26. Februar bis 13. März in Ägypten auf, wo ich durch etwa 14 Tage (in Cairo und Umgebung) Messungen vornahm und auf Lichtstärke bezugnehmende physiologische Beobachtungen aufzeichnete. Trotz des kurzen Zeitabschnittes, in welchem meine dortigen photometrischen Bestimmungen fallen, füllen dieselben doch eine fühlbare Lücke in meinen Beobachtungen aus und dürften deshalb nicht ohne Werth sein.

Meine Lichtmessungen wurden also in der gemässigten Zone, ferner im tropischen und subtropischen Gebiete ausgeführt. Das Ziel der Untersuchung war, wie der Titel meiner Abhandlung lehrt, die Feststellung des Lichtgenusses der Pflanze. Die Aufsuchung des Lichtbedürfnisses lag einstweilen nicht im Plane dieser Arbeit, wenn auch gelegentlich diesbezügliche Beobachtungen gemacht wurden und hier auch insoferne mitgetheilt werden sollen, um das, was schon von vornherein als wahrscheinlich anzunehmen ist, durch einige thatsächliche Beobachtungen zu erhärten, nämlich, dass der

[1] L. c. S. 306—315.

[2] Einige Resultate meiner in unserem und im tropischen Vegetationsgebiete ausgeführten diesbezüglichen Untersuchungen trug ich bei der letzten Naturforscherversammlung (Wien, 1894) vor, welche in den Berichten der Deutschen botanischen Gesellschaft (1894) veröffentlicht wurden.

factische Lichtgenuss der Pflanze in der Regel dem Optimum des Lichtbedarfes entspricht.

Zur näheren Erläuterung dieses Verhältnisses will ich gleich zwei typische Beispiele anführen; vorerst sei mir aber die Bemerkung gestattet, dass ich mir nicht die Frage vorlegte, welche Lichtintensitäten im Inneren der Pflanze, z. B. im Chlorophyll, einen bestimmten physiologischen Process einleiten, ausführen oder auslösen, sondern mir die näher liegende Aufgabe stellte, zu prüfen, welche Stärke das auf die Pflanze von aussen treffende Licht besitzt, wie man zum Zwecke des Studiums des Wärmebedarfes der Pflanze zunächst untersucht, unter welchen äusseren Temperaturen sie sich befindet, obgleich man annehmen muss, dass beispielsweise das äussere, während der Kohlensäureassimilation gemessene Temperaturminimum einer bestimmten Pflanze nicht jenes Minimum ist, bei welchem im Chlorophyllkorn dieser Pflanze die Kohlensäureassimilation anhebt.

Es findet, wie ich mich fortwährend zu überzeugen Gelegenheit hatte, in der Natur eine Verkümmerung (Etiolement, etc.) der ungenügend beleuchteten Pflanzen in der Regel nicht statt; verkümmerte Formen bilden vielmehr die Ausnahme. So viel ich gesehen habe, hat man in der freien Natur zwei Arten dieser Verkümmerungen zu unterscheiden. Wenn nämlich ein Abschnitt der Entwicklung unter günstigen, der andere unter ungünstigen Beleuchtungsverhältnissen stattfindet, so kann es vorkommen, dass die Pflanze im zweiten Abschnitt der Ausbildung verkümmert und nicht unter der Concurrenz mit anderen Pflanzen, wie es sonst die Regel ist, einfach zu Grunde geht. Als Beispiel führe ich *Lamium purpureum* an, welches Anfangs April in einer noch nicht belaubten Au ihre Blätter entwickelte, ohne noch zu blühen. Im Schatten der sich belaubenden Au etiolirten die oberen Stengelglieder, die Blätter blieben klein, und es entwickelten sich nur wenige Blätter mit kleinen weisslichen Corollen. Den anderen Fall beobachtete ich im tiefen Schatten an *Galium aparine, Geranium Robertianum* und mehreren anderen Pflanzen, wo dieselben spärlich und ohne Concurrenz mit anderen Pflanzen vorkamen. Die Pflanzen blieben im Ganzen klein, bildeten aber gewöhnlich überverlängerte Stengel

kleine grüngelbliche Blätter und brachten nur wenige kleine Blüthen hervor. In der Regel tritt also eine Pflanze im Freien unter den ihr zusagendsten Lichtverhältnissen auf, dann gedeiht sie auch; keimt sie aber auf Standorten auf, welche ihrem Lichtbedürfniss nicht vollkommen entsprechen, so verkümmert sie nicht (wie in Experimenten bei ungenügender oder fehlender Beleuchtung, oder im Freien, wenn sie ohne Concurrenz mit anderen Pflanzen auftritt), sondern sie wird im Kampfe mit anderen, in günstigem Lichte stehenden Pflanzen völlig unterdrückt.

Aber auch der Lichtgenuss der Organe ist in einer merkwürdigen, bisher — so viel mir bekannt[1] — fast ganz übersehenen Weise dem günstigsten Lichtbedarf angepasst, und zwar häufig in Folge einer durch das Licht inducirten Correlation der Organe. Wo die epitrophe Verzweigung (z. B. bei *Salix incana*) oder die hypotrophe Verzweigung (z. B. bei *Populus pyramydalis*[2]) ausschliesslich durch das Licht hervorgerufen wird, sieht man, dass nur jene Laubknospen, welche an den bestbeleuchteten Seiten der Zweige stehen (bei *Salix incana* sind dies in der Regel die morphologischen Oberseiten, bei *Populus pyramidalis* in der Regel die morphologischen Unterseiten der Zweige) zur Entwicklung kommen, während die an den schwächer beleuchteten Seiten der Zweige gelegenen Laubknospen unentwickelt bleiben. Letztere fänden hier noch Licht genug, um sich zu entwickeln, wenn auch nur etiolirt, denn wie man sich leicht überzeugen kann, so entwickeln sich diese Knospen an abgeschnittenen Sprossen selbst in tiefster Finsterniss, natürlich etiolirt. Es kommen also die am günstigsten beleuchteten Knospen zu normaler Entwicklung und unterdrücken die ungünstig beleuchteten vollständig.

---

[1] Ich fand in der Literatur nur eine obigen Gegenstand betreffende Beobachtung. Es hat nämlich L. Jost in einer unten citirten Abhandlung bezüglich der Rothbuche nachgewiesen, dass die im Lichte treibenden Knospen auf die dunkel gehaltenen Knospen desselben Baumes einen wachsthumhemmenden Einfluss ausüben.

[2] Diese beiden Fälle werden unten eingehend erörtert werden.

Die an der Hand der Lichtmessung geführte vergleichende Betrachtung der Vegetationsprocesse machte es möglich, einige Grundlinien in diesem Gebiete der Pflanzenphysiologie zu ziehen; leitete aber weiter zu zahlreichen, bisher nicht oder nur unvollständig gelösten Fragen, welche hier nur in sehr geringem Umfange beantwortet werden konnten. Es erschloss sich eben durch die photometrische Untersuchung ein so grosses, bisher unbebautes Arbeitsfeld, dass ich die Nothwendigkeit einsah, mir grosse Beschränkung aufzuerlegen.

Manches bei diesen meinen mühevollen Untersuchungen unvollständig gelöste Problem soll aber, um zu weiteren Forschungen anzuregen, gestreift werden, vieles muss freilich gänzlich unbesprochen bleiben.

Auch muss ich gleich in dieser Einleitung betonen, dass meine Lichtmessungen nicht den Anspruch auf mathematische Genauigkeit erheben, sondern bloss zu Näherungswerthen über den factischen Lichtgenuss der Pflanze geführt haben. Doch sind die ermittelten Werthe in brauchbaren Zahlen ausgedrückt, während man bis jetzt die Lichtverhältnisse, unter welchen die Pflanzen vorkommen, nur in sehr unbestimmter Weise charakterisirte, indem man einfach angab, dass dieselben auf sonnigen, oder halbbeschatteten, oder tief beschatteten Standorten vorkommen.

Meine Folgerungen über die Beziehungen der Lichtintensität zum Lichtgenuss der Pflanzen auf der Erdoberfläche haben zum Theil noch einen hypothetischen Charakter, da meine messenden Versuche sich nicht auf alle typischen Vegetationsgebiete erstrecken, und namentlich macht sich der Mangel an Beobachtungen im arktischen und alpinen Gebiete fühlbar.

Erstes Capitel.

Methodisches.

Zur Ermittlung der Lichtintensitäten, welchen die Pflanzen oder deren Organe auf den natürlichen Standorten ausgesetzt sind, wurde zunächst die im ersten Theile meiner »Photometrischen Untersuchungen« beschriebene Methode der Messung der chemischen Lichtintensität in Anwendung gebracht. Im

Wesentlichen stimmt dieselbe mit der Bunsen-Roscoe'schen Bestimmung der chemischen Lichtstärke überein. Doch änderte ich, wie schon im ersten Theile genau auseinandergesetzt wurde, diese Methode derart ab, dass die Lichtintensität an Ort und Stelle sofort festgestellt werden konnte, wenn es sich nicht um zu hohe Werthe handelte. Es geschah dies durch unmittelbaren Vergleich des sich im Lichte färbenden Normalpapieres mit dem Normalton. Bei höheren Lichtstärken ist aber die Zeit, nach welcher das Normalpapier die Farbe des Normaltons erreicht, zu klein, als dass eine genaue Intensitätsbestimmung möglich wäre. In diesem Falle wendete ich eine indirecte Bestimmung an, welche ich l. c. ebenfalls genau beschrieben habe. In viel kürzerer Zeit, aber ebenso sicher, gelangt man bei starkem Lichte zu genauen Intensitätswerthen, wenn man statt des Normaltones bestimmte, genau verglichene Scalentöne in Anwendung bringt. Die von mir benützten Scalentöne wurden aber nicht, wie dies Bunsen und Roscoe thaten, photographisch hergestellt und durch Fixirung unveränderlich gemacht; ich benützte vielmehr zur Gewinnung der Töne lichtbeständige Farben, welche mit den Tönen des sich färbenden Normalpapieres übereinstimmten und durch Bedeckung mit bestimmten ausgewählten gelben Gläsern in vollkommene Übereinstimmung mit den Tönen des Normalpapiers gebracht werden konnten. Nach langem Prüfen gelang es mir, in den Lefranc'schen Farben das Gesuchte zu finden.

Die mit denselben hervorgerufenen Farbentöne ändern sich bei jahrelanger Aufbewahrung im Dunkeln nicht, und selbst hundertstündige Einwirkung des directen Sonnenlichtes bringt in dem Tone keine merkliche Veränderung hervor. Es entsteht die Frage, wie es möglich sei, die Constanz der Farbentöne zu controliren. Es kann dies auf die sicherste Weise durch Vergleich mit dem Bunsen-Roscoe'schen Normalton geschehen. Die Zeiten, welche erforderlich sind, damit bei bestimmten chemischen Lichtintensitäten das Normalpapier den Normalton, beziehungsweise den zu prüfenden Farbenton annimmt, sind constant. Dies gibt ein Mittel in die Hand, um zu prüfen, ob der Farbenton bei der Aufbewahrung im Dunkeln, oder dem Lichte ausgesetzt, constant geblieben ist. Man ist

somit durch den Vergleich mit dem Normalton zu jeder Zeit in der Lage, sich zu überzeugen, ob der in Verwendung stehende Scalenton den ursprünglich constatirten und zu Lichtbestimmungen benützten Ton beibehalten habe oder nicht.

Gegen die Verwendung eines durch Farben hergestellten Scalentones kann nichts eingewendet werden, denn in jedem Falle handelt es sich um die Feststellung eines Farbentones. Ob derselbe photographisch hergestellt und dann fixirt wurde oder auf eine andere Art gewonnen wurde, ist gleichgiltig; es handelt sich nur darum, ob dieser Ton seine constante Höhe beibehält. Diese Bedingung ist aber ebenso genau bei Anwendung der Lefranc'schen Farben, als bei der photographisch hergestellten Scala der Fall; immer wird man, von Zeit zu Zeit, die Vergleichung mit dem absolut constanten Normalton vornehmen müssen, um der Constanz des Tones sicher zu sein.

Der Vortheil meiner Methode, unter Anwendung künstlich hergestellter Farbentöne die chemische Lichtstärke zu bestimmen, besteht darin, dass ich an Ort und Stelle sofort die Intensitätswerthe erhalte, während es nach dem Bunsen-Roscoe'schen Verfahren nöthig ist, die im Tageslichte erhaltenen Farbentöne des Normalpapiers im Lichte einer Natriumflamme mit den Tönen der photographischen Scala zu vergleichen.

Dass es für pflanzenphysiologische Zwecke vortheilhaft ist, an den Pflanzenstandorten oder an bestimmten Pflanzenorganen die Lichtstärke direct zu ermitteln, leuchtet wohl von selbst ein und erleichtert begreiflicherweise ausserordentlich die Durchführung der oft nöthigen zahlreichen Beobachtungen.

Es frägt sich nur, ob die angewendete Methode auch sicher und genau genug ist, um für unsere Zwecke an die Stelle der Bunsen-Roscoe'schen gestellt werden zu können.

Ich habe eine grosse Zahl vergleichender Untersuchungen angestellt, um mich zu überzeugen, ob die von mir angewendete Methode, nämlich die Benützung eines künstlich erzeugten und mit dem Normalton verglichenen Scalentones, ebenso verlässlich ist als die Bestimmung mit dem Bunsen-Roscoe'schen Normalton, auf deren Richtigkeit ja die ganze Methode beruht. Meine Versuche haben ein durchaus befriedigendes Resultat gegeben. Es haben ferner die Herren Dr. Krasser und Dr. Figdor,

von denen der erstere mit mir gemeinschaftlich das photochemische Klima von Wien, der letztere mit mir das photochemische Klima von Buitenzorg bestimmte,[1] gleichfalls völlig befriedigende Resultate erhalten. Gleich der Bunsen-Roscoeschen ist die von mir für pflanzenphysiologische Untersuchungen umgestaltete Methode zum mindesten auf $\pm 5\%$ genau.

Die ausserordentlich grosse Luftfeuchtigkeit Buitenzorgs, verbunden mit der dort herrschenden hohen Temperatur, brachte es mit sich, dass die Normal-Silberpapiere selbst im Dunkeln sich etwas färbten. Um diesem Übelstande zu begegnen, wurden die Normalpapiere gleich nach ihrer Herstellung in den Exsiccator gebracht, aber dafür Sorge getragen, dass sie nicht scharf austrockneten. Erst unmittelbar vor dem Gebrauche wurden sie dem Exsiccator entnommen.

Auf diese Weise wurde die chemische Lichtintensität ermittelt, also die Intensität jener Lichtstrahlen, welche beim Formbildungsprocess der Pflanze in erster Linie betheiligt sind.

Allein ich benützte die angewendete Methode, um aus den erhaltenen Werthen die Lichtintensität überhaupt, welcher die beobachteten Pflanzen und Pflanzentheile ausgesetzt sind, genauer gesagt, das Verhältniss der Intensität des gesammten Tageslichtes zur Intensität des die Pflanze treffenden Lichtes zu bestimmen.

Es ist erlaubt, anzunehmen, dass das Verhältniss der chemischen Lichtintensitäten das Verhältniss der allgemeinen Lichtintensitäten ausdrückt, falls die Zusammensetzung der geprüften Lichtarten dieselbe ist. Wenn ich also die chemische Intensität des gesammten Tageslichtes bestimme und gleichzeitig die chemische Intensität an einem Pflanzenstandorte, zu welchem das Tageslicht ungehemmten Zutritt hat, so bezieht sich das ermittelte Verhältniss der chemischen Lichtintensität auch auf die Intensitätsverhältnisse der Gesammtstrahlung. Finde ich beispielsweise eine kleine krautige Pflanze auf offenem, geneigten Terrain einer chemischen Lichtintensität $= 0 \cdot 345$ ausgesetzt, während das gesammte Tageslicht eine

---

[1] Die mehrjährigen Wiener und die Buitenzorger Beobachtungen über das photochemische Klima werden in Bälde publicirt werden.

chemische Intensität = 0·690 beträgt, so darf ich sagen, dass diese krautige Pflanze von dem gesammten Lichte die Hälfte erhält. Oder wenn bei einer chemischen Intensität des gesammten Tageslichtes = 0·933 das auf einen Baum auffallende Licht eine chemische Intensität = 0·311 aufweist, so darf ich annehmen, dass die peripheren Organe des Baumes den dritten Theil des gesammten Lichtes empfangen.

Wenn die Intensität des in der Baumkrone herrschenden Lichtes eine geringe ist, so wird man wohl unbedenklich dieses Schattenlicht in analoger Weise mit dem gesammten Tageslichte in Vergleich setzen können; denn das von den Blättern des Baumes absorbirte Licht verschwindet im Vergleich zur Masse des eingestrahlten, diffus sich vertheilenden[1] Lichtes. Auch bei grösserer Schattenstärke wird der durch die Absorption des Lichtes hervorgerufene Fehler mit Rücksicht auf die wichtigsten Vegetationsprocesse kein grosser sein. Es ist bekannt,[2] dass das durch ein Blatt gehende Licht nicht mehr befähigt ist, in einem zweiten, unterhalb desselben befindlichen Blatte Kohlensäureassimilation herbeizuführen. Da wir aber selbst

[1] Man hat sich bisher keine Vorstellung von der Menge des die Baumkrone durchstrahlenden diffusen Lichtes gemacht, weil bis jetzt noch Niemand sich durch den Versuch überzeugte, wie enorm innerhalb einer Baumkrone der freie Lichtraum gegenüber dem Volum der Blatt- und Stammsubstanz ist. Ich habe gemeinschaftlich mit Herrn Dr. Linsbauer einige diesbezügliche Messungen vorgenommen, welche zeigten, dass der freie Lichtraum innerhalb der Krone einer Pappel *(Populus monilifera)* etwa 1000 mal grösser ist als das Volum der oberirdischen Organe des Baumes. Bei *Acer Negundo*, *Acer Pseudoplatanus* und *Abies excelsa* haben die Messungen des Herrn Dr. Linsbauer die Verhältnisse 800 : 1, 670 : 1 und 200 : 1 ergeben. Da der Zutritt des diffusen Lichtes innerhalb der Krone überall offen ist, so wird sich aus den angeführten Zahlen ersehen lassen, wie gering die Menge des durch die Blätter hindurchgegangenen gegenüber dem die Baumkrone durchsetzenden, unabsorbirt gebliebenen Lichte ist. Dass auch durch Reflexion höchstens eine nur unbedeutende Änderung der Zusammensetzung des Lichtes hervorgerufen werden kann, geht aus der Thatsache hervor, dass die spectroskopische Vergleichung des Aussenlichtes eines Baumes mit dem Innenlichte, selbst bei Abschwächung des letzteren auf $^1/_{80}$ des ersteren keinen Unterschied in der spectralen Zusammensetzung erkennen liess.

[2] Nagamatsz, Beiträge zur Kenntniss der Chlorophyllfunction, in den Arbeiten des botan. Institutes zu Würzburg, Bd. III, 1888, S. 389 ff.

innerhalb reich entwickelter Baumkronen Blätter finden, welche Stärke produciren, so muss innerhalb dieser Baumkronen genügend nichtabsorbirtes Licht vorhanden sein; denn nur dieses ist zur Kohlensäureassimilation geeignet.[1]

Um mich indess durch das Experiment zu überzeugen, bis zu welcher Grenze es erlaubt ist, das innerhalb der Baumkronen vorhandene Licht mit dem Aussenlichte zu vergleichen. zum Zwecke der Bestimmung des Lichtantheils, den das innerhalb der Krone befindliche vom Gesammtlichte (zur Beobachtungszeit) empfängt, wurde in folgender Weise vorgegangen.

Es wurde die Intensität des Tageslichtes gemessen und ohne jede Absorption durch Abblendung so weit verringert, dass Intensitätswerthe, welche von 1 bis 0·001 hinabreichten. erhalten werden konnten. Dieses Tageslicht wurde durch ein gelbes Glas hindurchgelassen, welches einen Theil der chemischen Strahlen absorbirte. Es wurde nun die Zeit bestimmt,

---

[1] Während das durch ein Blatt hindurchgegangene Licht nicht mehr die Fähigkeit besitzt, in einem unterhalb desselben gelegenen Kohlensäureassimilation zu bewirken, reicht, wie ich finde, ein solches Licht zur Entstehung des Chlorophylls aus. Selbst dickere Blätter, z. B. die von *Aucuba japonica* vermögen dies, sogar in mehrfacher Lage, auch wenn sie unmittelbar übereinander liegen, so dass alles nichtabsorbirte Licht ausgeschlossen ist. Ich erwähne dies, weil in den Versuchen von Nagamatsz das Blatt, welches durchgelassenes Licht empfing, nicht unmittelbar unter dem assimilirenden Blatte sich befand, mithin auch etwas nichtdurchgelassenes seitliches Licht erhielt, was aber selbstverständlich die Beweiskraft der von Nagamatsz angestellten Versuche nicht beeinträchtigt.

Der eben mitgetheilte Versuch über die chlorophyllerzeugende Kraft des durch Laubblätter hindurchgegangenen Lichtes lehrt, dass zur Entstehung des Chlorophylls ein Licht von sehr geringer Intensität ausreicht, und dass die starke Absorption des Lichtes im Blatte doch nicht so weit reicht, um die zur Entstehung des Chlorophylls erforderlichen Strahlen gänzlich auszulöschen. Meine erst später zu veröffentlichenden photometrischen Untersuchungen über die Entstehung des Chlorophylls haben ergeben, dass die untere Lichtintensitätsgrenze für die Entstehung des Chlorophylls bei allen jenen Organen, deren chlorophyllführende Gewebe nur von einer Epidermis bedeckt sind, bei einer Lichtstärke liegt, welche etwa gleich ist 0·1 Normalkerze.

Das durch die Blätter durchgelassene Licht ist also zweifellos befähigt, zur Entstehung des Chlorophylls beizutragen; allein es ist ein so grosser Überschuss undurchgelassenen Lichtes innerhalb der Baumkrone vorhanden, dass ersteres für die Lebensvorgänge entbehrlich erscheint.

welche erforderlich war, damit bei Überdeckung des Normalsilberpapiers mit dem gelben Glase der Normalton erreicht werde. Es ergab sich, dass bei allen Intensitäten des äusseren Lichtes eine Verzögerung bis zur Erreichung des Normaltones sich einstellte, welche dem 4·1fachen bei freier Beleuchtung erreichten Zeitwerth entsprach.

Wenn beispielsweise bei einer bestimmten Intensität 22 Secunden erforderlich waren, damit ohne Bedeckung der Normalton am Normalpapier erreicht wurde, verfloss ein Zeitraum von 90·2 Secunden bis an dem mit dem gelben Glase bedeckten Normalpapier der Normalton auftrat.

Falls nun auch innerhalb der Baumkrone die 4·1fache Zeit erforderlich ist, damit bei Bedeckung des Normalpapiers mit dem genannten Glase der Normalton erreicht werde, im Vergleiche zu der Zeit, welche nöthig ist, damit an dem unbedeckten Normalpapier der Normalton zum Vorschein komme, so erscheint der Vergleich des inneren Baumlichtes mit dem äusseren zulässig.

Es wurden von mir in Gemeinschaft mit den Herren Dr. Krasser und Dr. Linsbauer zahlreiche vergleichende Prüfungen vorgenommen, wobei ein Beobachter das äussere, der andere das innere Baumlicht prüfte, welche ergaben, dass bis zu einer Schwächung des Baumlichtes auf den achtzigsten Theil des äusseren Lichtes ein Unterschied in der chemischen Wirkung der verglichenen Lichtarten nicht wahrgenommen werden konnte. Es war in jedem einzelnen Falle die 4·1fache Zeit erforderlich, damit das bedeckte Normalpapier den Normalton anzeigte, im Vergleiche zu dem unbedeckt gebliebenen. Wenn die Lichtschwächung im inneren Baumlichte noch weiter ging, so steigerte sich scheinbar der Absorptionscoëfficient, thatsächlich verminderte sich aber der Antheil des Baumlichtes an sogenannten chemischen Strahlen. Die über $^1/_{80}$ hinausgehenden Werthe der Intensität des inneren Baumlichtes sind deshalb mit einem Fehler behaftet, welcher um so grösser ist, je niederer die Intensität dieses inneren Baumlichtes gefunden wurde.

Da aber das innere Baumlicht nur selten den achtzigsten Theil des äusseren Lichtes beträgt, in der Regel hoch oberhalb

dieser Grenze gelegen ist und nur sehr selten noch kleinere Werthe zur Beobachtung kommen, so habe ich von einer Correctur dieser Werthe abgesehen, und begnüge mich, die Unsicherheit der betreffenden Beobachtungen an den betreffenden Stellen dieser Abhandlung durch ein ? zu charakterisiren.

Der Versuch lehrt allerdings nur, dass die sogenannten chemischen Strahlen des inneren Baumlichtes bis zu der angeführten Grenze keine nachweisliche Schwächung erfahren haben. Da aber diese Strahlen, nämlich die stark brechbaren, diejenigen sind, welche in der Regel zuerst absorbirt werden und auch in der Pflanze eine viel stärkere Absorption erfahren als die meisten übrigen Strahlen, so wird man wohl aus der Nichtabsorption der chemischen Strahlen in unseren Versuchen auch auf die Nichtabsorption der übrigen Strahlengattungen schliessen dürfen. Da auch durch Reflexion keine auffällige Änderung in der Zusammensetzung des Innenlichtes der Baumkrone zustande kommt, so wird man bis zu einer bestimmten Grenze aus dem Verhältniss der chemischen Intensität des inneren Baumlichtes zur chemischen Intensität des gesammten Tageslichtes, das Verhältniss der Intensität des Baumlichtes zu jener des totalen Tageslichtes abzuleiten berechtigt sein.

Um aber dem Missverständniss vorzubeugen, als würde ich die Genauigkeit der Ableitung der allgemeinen Intensitätsverhältnisse aus dem Verhältniss der chemischen Intensitäten überschätzen, muss ich hier folgende Bemerkung einschalten.

Es ist ganz selbstverständlich, dass ein Theil des in die Laubkrone eindringenden Lichtes in Folge der Absorption bestimmter Strahlengattungen eine andere Zusammensetzung als das zur Krone dringende Tageslicht besitzen muss. Aber die hiedurch hervorgerufene Verschiedenheit in der Zusammensetzung des Lichtes wird durch unseren Versuch nicht angezeigt. Aus unseren Versuchen soll nur der Schluss gezogen werden, dass die Menge des in der Krone befindlichen unveränderten diffusen Lichtes im Vergleiche zu dem durch partielle Absorption veränderten Lichte eine so grosse ist, dass das letztere vernachlässigt werden kann. Diese Vernachlässigung ist um so erlaubter, als es sich ja für uns nicht um die Feststellung absolut genauer, sondern nur um angenähert richtige

Lichtintensitätswerthe handeln kann. Zur Feststellung völlig genauer Intensitätswerthe ist ja die Bunsen-Roscoe'sche Methode überhaupt nicht geeignet, was von den genannten Forschern ja selbst immer hervorgehoben wurde.

Es bedarf keiner näheren Erläuterung, wie die Intensität des auf ein frei exponirtes Gewächs fallenden Lichtes zu bestimmen ist. Man bedient sich hier eben genau jener Methode, welche benützt wird, um die Intensität des allgemeinen Tageslichtes zu finden.

Hingegen ist es erforderlich, zu erörtern, wie vorzugehen ist, um das innere Licht der Baumkrone bezüglich seiner Intensität zu prüfen oder die Stärke jenes Lichtes, welches im tiefen Schatten stehende Sträucher, staudenartige Gewächse, Kräuter etc. geniessen.

Ginge man nach der gewöhnlichen Methode vor, würde man also die Intensität des Schattenlichtes der Bäume direct bestimmen, so wäre hierzu ein langer Zeitraum erforderlich. Z. B. bei einer Intensität von 0·1 des gesammten Tageslichtes, welches im Schattenlichte auf $^1/_{80}$ abgeschwächt wäre, müsste das Normalsilberpapier, um die Farbe des Normaltones zu erreichen, durch 800 Secunden exponirt werden. Innerhalb dieses langen Zeitraumes kann sich aber die Intensität des äusseren Lichtes (gesammten Tageslichtes) beträchtlich ändern. Da aber die Intensität des inneren mit der des äusseren Lichtes stets verglichen werden muss, so müssten während der ganzen Beobachtungszeit nebenher Bestimmungen der Intensität des allgemeinen Tageslichtes vorgenommen werden.

Ich habe nun eine Methode ausfindig gemacht, um die Intensität des diffusen Schattenlichtes zu bestimmen, welche nicht nur wegen der Kürze des Verfahrens sich empfiehlt, sondern auch die gewöhnliche Methode in dem genannten Falle an Sicherheit übertrifft und es ferner unnöthig macht, nebenher zahlreiche Bestimmungen des allgemeinen Tageslichtes anzustellen.

Diese Methode besteht in Folgendem: Man bestimmt die Intensität der directen Strahlung (directes Sonnenlicht, nämlich die von der Sonne unmittelbar ausgehenden parallelen Lichtstrahlen) und die des diffusen Tageslichtes; beide zuerst

auf freiem Standpunkte und sodann innerhalb der Baumkrone.

Die Intensität des directen Sonnenlichtes muss nun selbstverständlich zu gleicher Zeit dieselbe sein, ob die Sonnenstrahlen in die Krone einfallen oder ausserhalb derselben wirken. Dass das äussere Gesammtlicht auch bei Sonnenbeleuchtung stärker ist als das gleichzeitig in die Krone einfallende sonnige Licht, was ich schon im ersten Theile dieser Untersuchungen[1] zahlenmässig belegte, hat seinen Grund darin, dass das erstere sich als die Summe von directer Strahlung und starkem diffusen Licht, das letztere als die Summe von directer Strahlung und schwachem diffusen Licht darstellt.

Sowohl die Stärke des directen, als die des diffusen Lichtes lassen sich rücksichtlich der chemischen Intensität bestimmen, wie Roscoe und Thorpe[2] zuerst gezeigt haben. Lässt man nämlich auf das Normalsilberpapier das gesammte Tageslicht wirken, so erhält man nach Erreichung des Normaltones aus der beobachteten Zeit die Intensität des Gesammtlichtes. Hängt man eine geschwärzte, die Sonne (scheinbar) deckende Metallkugel so auf, dass deren Schatten auf das Normalpapier fällt, so erhält man die Intensität des diffusen Lichtes. Zieht man diesen zweiten Werth von dem ersten ab, so bekommt man die Intensität des directen Sonnenlichtes.

Von diesem Experiment ausgehend, gelange ich zur Bestimmung des diffusen Lichtes der Baumkrone durch folgende Erwägungen:

Bedeutet I die Intensität des directen Sonnenlichtes, I' die Intensität des gesammten Tageslichtes, ι' die Intensität des diffusen Tageslichtes, I'' die Intensität des in die Baumkrone einfallenden Gesammtlichtes, ι'' die Intensität des diffusen Lichtes inerhalb der Baumkrone, so ist

$$I = I' - \iota'$$
$$I = I'' - \iota'';$$

mithin

$$I' - \iota' = I'' - \iota''.$$

---

[1] Phot. Unters., I, S. 307 ff.

[2] Philosophical Transactions of the Royal Society, Vol. 160 (1870), p. 309 ff.

Es lässt sich also ι'' aus I', ι' und I'' berechnen.

In dieser Abhandlung bedeutet I die ermittelte chemische Intensität des gesammten Tageslichtes. Ist i die chemische Lichtintensität an einem bestimmten Pflanzenstandorte oder die an einem bestimmten Organ ermittelte chemische Lichtstärke, so gibt der Ausdruck $\frac{\iota}{I}$ nicht nur das Verhältniss der chemischen Lichtintensität, welche die Pflanze empfängt, zu der des gesammten Tageslichtes an, sondern das Verhältniss dieser Lichtintensitäten überhaupt, soferne die verglichenen Lichtstärken sich auf ein und dasselbe Licht beziehen, d. i. auf Licht von gleicher Zusammensetzung (siehe oben S. 612 ff.).

Es soll dieses für uns sehr wichtige Verhältniss in der Form ausgedrückt werden, dass $i = 1$ gesetzt wird. In dieser Form ausgedrückt sei der resultirende Werth als »specifischer Lichtgenuss« *(L)* bezeichnet.

Wenn beispielsweise $I = 0{\cdot}756$, $i = 0{\cdot}252$ gefunden worden wäre, so ist $\frac{\iota}{I} = \frac{0{\cdot}252}{0{\cdot}756}$ und $L = {}^1/_3$.

Dieser Werth L bezeichnet also für eine bestimmte Beobachtungszeit und einen bestimmten Beobachtungsort das Verhältniss des gesammten Tageslichtes zur Intensität des auf die Pflanze einwirkenden Lichtes, und zwar erscheint in L das erstere in Einheiten des letzteren ausgedrückt.

Da I, von der Polarregion abgesehen, täglich $= 0$ wird, so ist klar, dass das Minimum von L täglich den Werth Null erreicht. Ebenso klar ist es, dass L den Werth $= 1$ nicht überschreiten kann. Dieser Fall träte ein, wenn auf die Pflanze das gesammte Tageslicht wirken würde.

Um nun den specifischen Lichtgenuss der Pflanze in der nachfolgenden Darstellung möglichst rationell zum Ausdruck zu bringen, sollen folgende specielle Werthe von L herangezogen werden.

L bedeutet den specifischen Lichtgenuss überhaupt. Dieser Werth soll aber ferner immer dann angewendet werden, wenn der Lichtgenuss einer Pflanze proportional dem gesammten Tageslicht steigt und fällt. Dieser Fall tritt ein, wenn der Lichtgenuss der Pflanze ein grosser ist, mit anderen Worten, wenn die

Lichtstärke, welcher die Pflanze ausgesetzt ist, der Intensität des gesammten Tageslichtes sich nähert. Ist z. B. $L = \frac{1}{1\cdot5}$, oder $\frac{1}{2}$, oder überhaupt kein kleiner Bruchtheil des Gesammtlichtes, so ändert sich dieser Werth nicht oder nur wenig, mag die äussere Lichtintensität eine hohe oder niedere sein, wie später genauer auseinandergesetzt werden wird.

Sinkt aber der specifische Lichtgenuss der Pflanze auf einen kleinen Bruchtheil des gesammten Tageslichtes, so treten, wie wir sehen werden, tägliche Maxima oder Minima, oder beide ein. In diesem Falle erscheint es am rationellsten zu unterscheiden zwischen »mittlerem specifischen Lichtgenuss« [$= L$ (med)], welcher sich aus den zu verschiedenen Tagesstunden beobachteten Werthen berechnet, und dem, wie wir sehen werden, gewöhnlich zur Zeit der stärksten Beleuchtung eintretenden »Minimum des specifischen Lichtgenusses« [L (min)]. Darunter ist aber niemals der schon oben genannte absolute Minimumwerth ($= 0$) zu verstehen.

In einzelnen Fällen ist es erforderlich, das »Maximum des specifischen Lichtgenusses« behufs zweckmässiger Charakterisirung der natürlichen Beleuchtungsverhältnisse hervorzuheben. Es sei mit L (max) bezeichnet. Darunter ist aber niemals das schon oben genannte absolute Maximum ($= 1$) zu verstehen.

Wenn also beispielsweise in der Folge gesagt wird, L sei $= \frac{1}{3}$, so heisst dies, dass das Verhältniss der Beleuchtung der Pflanze zum Gesammtlichte constant $= \frac{1}{3}$ ist.

Wenn angeführt wird, $L = \frac{1}{1\cdot1}$—$\frac{1}{7}$, so bedeutet dies, dass die betreffende Pflanze bei stärkster Beleuchtung nahezu das gesammte Tageslicht empfängt, aber auch bei einer Lichtstärke eben noch fortkommt, welche den siebenten Theil des gesammten Tageslichtes beträgt.

L (max) $= \frac{1}{5}$ heisst, dass das innere Licht in der Krone eines Baumes bis auf den fünften Theil des gesammten Tageslichtes steigen kann. Es wird sich zeigen, dass bei gewissen Pflanzen zur Mittagszeit ein solches Maximum vorkommt.

Endlich sei noch als Beispiel der Fall L (min) $= \frac{1}{50}$ angeführt. Es bedeutet dieser Ausdruck, dass bei einem bestimmten Baume zu einer gewissen, näher anzugebenden Zeit (gewöhnlich zu Mittag) die innerhalb der Baumkrone herrschende

Lichtstärke auf $^1/_{50}$ des gesammten Tageslichtes sinkt, und dass dieser Werth im Verlaufe der Tagescurve der Lichtstärke sich als ein Minimum zu erkennen gibt.

Die Ausdrücke I (max), I (med), I (min) sind analog den Ausdrücken L (max), L (med), L (min) gebildet, bedürfen also keiner weiteren Erläuterung.

Zweites Capitel.

Die Beleuchtungsart der Gewächse.

1. Beleuchtungsrichtung.

Es gibt wohl kaum eine Pflanze, deren oberirdische Vegetationsorgane das gesammte Tageslicht uneingeschränkt geniessen. In der Regel reducirt die Pflanze selbst das ihr zufliessende Licht durch die Ausbildung ihrer Vegetationsorgane, und wo wir die Gewächse angenähert der vollen Wirkung des gesammten Tageslichtes ausgesetzt finden, wie in Steppen, Wüsten etc., sind ihre Organe reducirt und die Masse der von solchen Pflanzen producirten organischen Substanz ist auf ein Minimum reducirt.

Dass die Standortsverhältnisse selbst bis zu einer weitgehenden Grenze (durch das Bodenrelief, durch Beschattung etc.) den Lichtgenuss der Pflanzen einschränken, liegt nahe, und da ich diesen Gegenstand schon bei früherer Gelegenheit erörtert habe, so will ich hier nicht nochmals auf die Sache zurückkommen, sondern begnüge mich, auf das hierüber bereits Gesagte zurückzuverweisen.[1]

Durch ihren Standort oder durch die Lage ihrer Organe wird der Lichtzutritt nicht nur im Allgemeinen beschränkt, sondern es wird dem Lichte häufig der Zutritt nur nach bestimmten Richtungen ermöglicht.

Ein auf einer Böschung stehendes Gewächs mit sogenannten Wurzelblättern und einem Blüthenschaft (z. B. *Taraxacum officinale*) erhält bloss einen Theil des Tageslichtes; allein das Licht kann fast von allen Seiten ungehemmt zutreten. Analoge Fälle kann man sich leicht vergegenwärtigen.

---

[1] Ber. der Deutschen botan. Gesellschaft, 1894, S. 79 ff.

Aber viele Pflanzen, beziehungsweise deren Organe, sind auf Oberlicht, andere auf Vorderlicht angewiesen. Die Blätter der im Waldschluss stehenden Buchen und zahlreicher anderer Bäume empfangen, wie die horizontale Lage der Blätter erkennen lässt, in erster Linie Oberlicht. Am Stamme der Bäume sich ausbreitenden Laub- oder Krustenflechten kommt nur das Vorderlicht zugute, aber auch andere ähnlich situirte Pflanzen, z. B. die auf Java so häufig auf Baumstämmen flechtenähnlich ausgebreitete Orchidee: *Taeniophyllum Zollingeri* etc. verhalten sich ähnlich. An Mauern, Felsen, Baumstämmen stehende oder auf diesen emporkletternde Gewächse sind gleichfalls auf Vorderlicht angewiesen, wie schon die durch diese Lichtrichtung bedingte fixe Lichtlage der Blätter solcher Pflanzen erkennen lässt.

Es wird in der Folge bei Angabe der Lichtverhältnisse häufig erforderlich sein, die herrschende Beleuchtungsrichtung anzugeben.

Dass manchmal auch Hinterlicht, ja sogar Unterlicht auf die Pflanze einzuwirken im Stande ist, soll hier in Kürze erörtert werden.

Die Wirkung des Hinterlichtes auf die Pflanze ist nicht so selten zu beobachten. Wenn beispielsweise ein Holzgewächs in einer kleinen Entfernung von einem hohen Gebäude steht, kann man nach unserer Methode leicht das Verhältniss des Vorderlichtes zu dem von rückwärts einfallenden Lichte bestimmen. Von diesem Verhältnisse wird es abhängen, ob bloss das Vorderlicht auf die Organe einwirkt, oder ob nicht auch eine Wirkung des Hinterlichtes zu constatiren ist. Wo das Hinterlicht zu schwach ist, um dem Lichtbedürfniss der betreffenden Pflanze zu entsprechen, sterben Blätter, Zweige und Äste des betreffenden Gewächses in demselben Masse ab wie durch geschwächtes Oberlicht, und man kann sich durch Lichtmessungen überzeugen, dass die Stärke des Hinterlichtes, bei welcher die Zweige, z. B. einer *Thuya occidentalis*, abzusterben beginnen, einer Lichtstärke des Oberlichtes entspricht, bei welcher an diesem Gewächse die Zweige und Äste in der Richtung von unten nach oben absterben.

Wie ich gleich zeigen werde, ist der Fall nicht ausgeschlossen, dass Pflanzen oder deren Theile auf das von unten her auf sie einfallende Licht angewiesen sind, und dem entsprechend ihre Organe in derselben Weise nach dem Unterlicht orientiren, wie sonst nach dem Ober- oder Vorderlicht, oder einem schief von oben einfallenden Lichte.

Über die Intensität des Unterlichtes in seinem Verhältnisse zum totalen Tageslicht habe ich in der Literatur keine Angaben gefunden, weshalb ich selbst einige diesbezügliche Beobachtungen angestellt habe, um zu wissen, bis zu welchem Grade sich dasselbe unter bestimmten Bedingungen zu steigern vermag.

Nach meinen Beobachtungen hängt die Stärke des Unterlichtes nicht nur von der Höhe des Beobachtungsortes über dem Horizont, sondern auch von dem Reflexionsvermögen der Bodenfläche ab, über welcher die Beobachtung angestellt wurde.

Was den ersteren Punkt anlangt, so ist das Unterlicht unter sonst gleichen Verhältnissen im Vergleiche zum Tageslicht desto intensiver, je mehr man sich über den Horizont erhebt. So beobachtete ich an einer 10 *m* über einer Strasse gelegenen Brücke ein Verhältniss des diffusen Oberlichtes zum diffusen Unterlicht von 11·9 : 1, am Leska-Viaduct der Staatsbahn bei Znaim, 29 *m* über der Thalsohle von 7·6 : 1, am Nordwestbahn-Viaduct bei Znaim, 50 *m* über der Thaya 6·1 : 1. Bei Sonnenbeleuchtung gestaltet sich begreiflicherweise dieses Verhältniss bezüglich des Unterlichtes ungünstiger. Dass mit der Erhebung über den Horizont die Intensität des Unterlichtes zunehmen muss, erklärt sich aus dem Umstande, dass desto mehr vom Horizont aufstrahlendes Licht im Unterlichte zur Geltung kommen muss, je mehr man sich über den Horizont erhebt.

Das Reflexionsvermögen des Bodens beeinflusst begreiflicherweise im hohen Grade die Stärke des Unterlichtes. So beobachtete ich, dass 1 *m* über einem hellfarbigen, von der Sonne beschienenen Weg das Unterlicht im Vergleiche zum Oberlichte auf $^{1}/_{12}$ geschwächt erschien, während über einer in nächster Nähe befindlichen grünen (mit Klee und Gras bewachsenen), ebenfalls besonnten Bodenfläche das Unterlicht bloss $^{1}/_{26}$ betrug.

Von Wasser (Flüssen, Bächen etc.) reflectirtes Licht verstärkt das Unterlicht in hohem Masse. So fand ich auf einer Brücke bei Znaim 6 *m* über der besonnten Fläche des Flusses (Thaya) die Stärke des Unterlichtes im Vergleiche zum Oberlicht $= \frac{1}{6}$.

Man sieht also, dass das Unterlicht unter Umständen einen nicht unerheblichen Stärkegrad erreichen kann, es ist deshalb von vorneherein nicht unwahrscheinlich, dass es auf die Pflanze, z. B. bezüglich der Orientirung der Organe, einzuwirken im Stande ist, zumal wenn das Oberlicht stark geschwächt ist.

Das beste Beispiel, welches ich in dieser Richtung anführen kann, ist folgendes. Die Verzweigung an geneigten Ästen von *Lycium barbarum* erscheint epitroph,[1] d. h. an geneigten Ästen kommen die Sprosse bloss an der Oberseite zur Entwicklung, die der Unterseite werden unterdrückt, obgleich selbst bei Ausschluss von Licht noch Sprossbildung eintritt (siehe oben S. 608). Je nach den Beleuchtungsverhältnissen kommen nicht nur die an der obersten Kante der Äste gelegenen Knospen zur Entwicklung, sondern auch noch seitliche. Ich habe nun oftmals die Bemerkung gemacht, dass auf erhöhten Stellen befindliche Büsche von *Lycium* durch bogenförmiges Vorwärtswachsen der Sprosse nach der Lichtseite über dem Boden eine förmliche Laube bilden, deren Oberlicht ausserordentlich geschwächt ist. Im tiefen Schatten dieser Laube befindliche Sprosse verzweigen sich nun nicht epitroph, indem das Oberlicht zu schwach ist, um die oberseits stehenden Knospen zur Entwicklung zu bringen. Aber das von unten aufstrahlende Licht ist häufig stark genug, um Knospen, welche an der Unterseite der Sprosse sich befinden, zur Entwicklung zu verhelfen. Sowohl die oberen (normalen) Sprosse, als die unterseits sich entwickelnden Sprosse wachsen in der ursprünglichen Richtung weiter: die oberen wachsen nach aufwärts, die seitlichen nach der entsprechenden Seite, die unteren nach unten, sie wachsen autotrop. Aus diesen Beobachtungen ergibt sich, dass die gewöhnliche Epitrophie der Sprosse von *Lycium bar-*

---

[1] Wiesner, Anisomorphie. Diese Berichte, Bd. 101 (1892), S. 688 ff.

barum ein in der Ontogenese durch das Licht inducirtes Verhältniss darstellt, dass dieses Verhältniss durch geänderte Beleuchtung sich umkehren kann, und dass in den beobachteten Fällen das Unterlicht die Ursache der Entwicklung der an der Unterseite der Äste befindlichen Sprosse bildet.

Genauer wurde von mir ein Fall untersucht (Anfangs Mai 1894), in welchem das Oberlicht des durch das Dickicht der *Lycium*-Zweige dringende Oberlicht im Mittel bloss $^1/_{80}$ des gesammten Tageslichtes betrug. Das Unterlicht traf auf oberseits tief beschattete Äste und hatte eine Lichtstärke gleich $^1/_{8 \cdot 5}$. An diesen Ästen kamen nicht nur die Knospen der untersten Kante, sondern auch seitlich situirte Knospen zu normaler Ausbildung und besassen tief ergrünte, normal aussehende Blätter. Die aus den nach unten gerichteten Knospen hervorgegangenen Zweige wuchsen vertical nach abwärts, die anderen etwa unter Winkeln von 30°. An den ersteren waren die morphologischen Oberseiten der Blätter nach unten gerichtet, was ja schon in der Entwicklungsrichtung der betreffenden Sprosse begründet erschien. Aber auch an den schief nach unten wachsenden Zweigen waren alle morphologischen Oberseiten der Blätter nach unten gerichtet. Es wurde hier also die fixe Lichtlage dieser Blätter durch das Unterlicht hervorgerufen, und es mussten die Blätter ihre ursprüngliche Richtung ändern, um in die fixe Lichtlage zu gelangen.

Auch an einigen anderen Holzgewächsen konnte ich die Wirkung des Unterlichtes constatiren. So fand ich, dass tief beschattete Zweige von *Acer campestre* und von *Celtis australis* unter dem Einflusse des Unterlichtes ihre Blattflächen orientirten, sich nämlich senkrecht auf dieses stellten. Bei *Acer campestre* fand ich, dass die betreffenden Blätter in Folge ungenügender Beleuchtung nicht die normale Grösse annahmen, und dass die Wendung der Blattspreite an der Grenze zwischen Blattstiel und Blattfläche zu Stande kam.

Um den Einfluss des Unterlichtes auf die Herstellung der fixen Lichtlage kennen zu lernen, wurden folgende Versuchsreihen durchgeführt. Es wurden im Gewächshause einige

Pflanzen ausgesucht, welche bei aufrechter Stellung prompt eine neue fixe Lichtlage in schwachem Lichte annahmen, wenn sie mit den Unterseiten gegen einseitig einfallendes Licht gestellt wurden. Es waren dies folgende Gewächse: *Boehmeria polystachya* Wedd., *Begonia vitifolia* Schott, das bekannte, in Gewächshäusern unter dem Namen *Panicum variegatum* häufig gezogene Gras *Oplismenus imbecillus* Kunth. und *Senecio elegans* L. Die Blätter dieser Pflanzen stellten sich noch bei $L = {}^1/_{200}$ [I (max) = 0·005—0·006] senkrecht auf das stärkste auf sie einfallende diffuse Licht.

Dieselben Pflanzen wurden auf einer grossen unterseits unterstützten Glasplatte, welche aber von unten her reichlich Licht erhielt, horizontal aufgestellt und mit einem undurchsichtigen Recipienten bedeckt, so dass sie ausschliesslich der Wirkung des Unterlichtes ausgesetzt waren. Bei einer Lichtstärke $= {}^1/_{200}$ reagirten die Blätter nicht auf das Licht. Als aber die Intensität des Unterlichtes auf ${}^1/_{60}$—${}^1/_{50}$ gesteigert wurde [I (max) = 0·18—0·022], reagirten die Blätter dieser Pflanzen auf das Unterlicht, aber in verschiedener Weise. Die unter dem ausschliesslichen Einfluss des Unterlichtes zur Entwicklung gelangten Blätter der *Boehmeria* und der *Begonia* hatten sich genau nach dem Unterlichte orientirt, d. h. die Oberseiten der Blätter waren genau nach unten gekehrt. Weniger genau erfolgte diese Orientirung bei *Panicum variegatum*; es zeigte sich aber bei den jungen Blättern die Tendenz, sich senkrecht auf das Unterlicht zu stellen, indem die genannten Blätter durch schraubenförmige Drehung einen Theil ihrer Spreite mit der Oberseite nach abwärts kehrten. Die jungen, im Dunkeln entstandenen Blätter von *Senecio elegans* zeigten wieder ein anderes Verhalten. Die Blattspreiten waren auf dem Wege zur Umkehrung über die vertical nach abwärts gekehrte Lage nicht hinaus gekommen, die Blattstiele, welche unter normalen Beleuchtungsverhältnissen unter Winkeln von etwa 45° aufgerichtet sind, waren horizontal geworden oder unter Winkeln bis 50° unter die Horizontale hinabgekrümmt.

Erst bei höheren Intensitäten des Unterlichtes (${}^1/_5 - {}^1/_8$) stellen auch die Blätter dieser Pflanze sich senkrecht auf das Unterlicht.

Aus diesen Beobachtungen geht hervor, dass bei den genannten Pflanzen — und wahrscheinlich gilt dies für alle Pflanzen, deren Blätter die fixe Lichtlage annehmen — eine viel höhere Lichtintensität erforderlich ist, um ein Blatt aus der normalen Lage in die nach dem Unterlicht orientirte zu bringen, als um eine neue fixe Lichtlage durch Ober-, Vorder- oder Seitenlicht herbeizuführen.

Unter dem Einflusse des Unterlichtes geht bei vielen tiefschattigen Bäumen die geotropische Krümmungsfähigkeit der Sprosse verloren, sie werden in dem schwachen Lichte auch biegungsfähiger, so dass sie durch die Last der am Zweigende sich entwickelnden Blattmasse sich nach abwärts krümmen. An tief beschatteten Ästen von *Ailanthus glandulosa*, auch manchmal an *Aesculus hippocastanum* und anderen Bäumen sieht man die am meisten beschatteten Sprosse förmlich vertical nach abwärts hängen. Das junge, stärker beleuchtete Sprossende hat dann gewöhnlich die Eigenschaft, sich schwach geotropisch nach oben zu kehren, so dass solche von oben her tief beschattete Äste S-förmig gekrümmt erscheinen.

Die Wirkung des Unterlichtes auf den Baumwuchs sieht man nicht selten an hohen Flussufern, an Basteien und ähnlichen Orten, wo der Baum mit einem Theile seiner Krone, nach dem Lichte vorgeneigt, bei starker Laubentwicklung in verhältnissmässig hohem Grade dem Unterlichte ausgesetzt ist.

Die Verminderung der geotropischen Krümmungsfähigkeit durch Unterlicht habe ich an ausschliesslich unter dem Einflusse des Unterlichtes gezogenen Pflanzen mehrfach bemerkt. Ob dieselben im Unterlichte heliotropisch werden, also sich nach abwärts krümmen, hängt von dem Verhältniss der geotropischen zur heliotropischen Krümmungsfähigkeit ab. Ich muss es mir leider, um vom Hauptthema nicht abzuirren, versagen, an dieser Stelle über meine Versuche zu sprechen, und bemerke nur noch, dass, wie es Pflanzen gibt, deren Stengel heliotropisch dem Unterlichte folgen *(Vicia sativa)*, andere existiren, deren Stengel auf das Unterlicht gar nicht zu reagiren scheinen *(Goldfussia glomerata)*, nämlich trotz Unterlicht sich vollkommen geotropisch aufrichten.

2. Diffuses und Sonnenlicht.

Wenn die Sonne bedeckt ist, so sind die Pflanzen und überhaupt die beleuchteten Objecte bloss der Einwirkung des diffusen Lichtes ausgesetzt. Wenn aber die Sonne frei niederscheint, so stehen die Pflanzen, wie alle anderen beleuchteten Objecte, theils unter dem Einfluss des directen Sonnenlichtes, theils unter dem des diffusen Lichtes.

Die Strahlen der Sonne fallen parallel ein. Deshalb wird die Flächeneinheit eines Blattes zu einer bestimmten Zeit und bei einer bestimmten Neigung zum Horizonte durch die blosse Strahlung der Sonne (directes Sonnenlicht) in gleichem Grade beleuchtet, ob das Blatt frei exponirt ist, oder ob es in der Peripherie der Baumkrone gelegen ist, oder im Inneren der Baumkrone sich befindet. In diesen drei Fällen ist aber die Sonnenbeleuchtung (directe Strahlung + diffuses Licht) eine verschiedene, denn zu der Wirkung der blossen Strahlung gesellt sich noch die Wirkung des diffusen Lichtes. Das frei exponirte Blatt ist, da es das gesammte diffuse Licht des Gesammtlichtes erhält, intensiver beleuchtet als das in der Peripherie der Krone gelegene Blatt, denn dieses empfängt nicht das ganze diffuse Licht, da der Baum ein Stück des Himmels deckt, welches also das betreffende Blatt nicht beleuchtet. Noch geringer ist die Sonnenwirkung auf das im Inneren der Krone befindliche Blatt, da hier das zur directen Strahlung sich addirende diffuse Licht viel schwächer ist als der diffuse Antheil des gesammten Tageslichtes.

Wie die Stärke des »directen Sonnenlichtes« und die des diffusen Lichtes im Freien und in der Baumkrone zu bestimmen ist, wurde schon oben (S. 618) angegeben.

Über das Verhältniss des »directen Sonnenlichtes« zum diffusen Lichte wurden im August 1867 von Roscoe und Thorpe an der portugiesischen Küste (Quinta do Estero Furado, 8·5 Meilen von Lissabon entfernt) Bestimmungen ausgeführt, welche lehrten, dass bei einem Sonnenstande von 0° bis beiläufig 10° die Wirkung des directen Sonnenlichtes noch nicht nachweisbar ist, also die Totalbeleuchtung durch das diffuse Licht hervorgebracht wird, dass bei einem Sonnenstande von

etwa 40—41° die Wirkung der directen Sonnenstrahlung jener des diffusen Lichtes gleichkommt, ferner dass bei dem höchsten damals dort beobachteten Sonnenstande (64° 14′) die Wirkung der ersteren noch nicht das Doppelte der letzteren erreicht.

Ähnliche Resultate, jedoch im Allgemeinen eine stärkere Wirkung des Sonnenlichtes, erhielt ich durch Messungen, welche ich gemeinschaftlich mit Herrn Dr. Linsbauer in Wien ausführte und welche später in den Untersuchungen über das photochemische Klima veröffentlicht werden sollen. Da wir absichtlich nicht nur bei völlig unbedecktem, sondern auch bei theilweise bedecktem Himmel beobachteten, um eine Basis für die Bestimmung der Intensität der directen Strahlung innerhalb der Baumkronen zu gewinnen, so erhielten wir vielfach auch für gleiche Sonnenhöhen ungleiche Werthe.

Die »Sonnenbeleuchtung« innerhalb der Baumkrone und überhaupt an den Pflanzenstandorten ist im Vergleiche zur »Sonnenbeleuchtung« im Gesammtlichte desto geringer, je niederer die Intensität des diffusen Lichtes sich gestaltet. Bei höchstem Sonnenstande erreicht sie im Mai allerdings innerhalb der Birke $^1/_3$—$^1/_4$ des Gesammtlichtes; aber in der Krone dicht belaubter Bäume sinkt sie auf $^1/_8$ und tiefer. Noch viel tiefer sinkt die Wirkung der directen Strahlung bei niederem Sonnenstande und bei umflorter Sonne, so dass die Sonnenwirkung im Vergleiche zum diffusen Lichte innerhalb der Baumkrone nicht so hoch ist, als man gewöhnlich annimmt. Doch gibt sich bei tiefbeschatteten Bäumen die Wirkung der directen Sonne in der im Baumschatten gedeihenden Vegetation zu erkennen, indem die von der Sonne durch längere Zeit direct beschienenen, im Baumschatten befindlichen Bodenpartien eine Vegetation aufkommen lassen, welche dort fehlt, wo bloss die Wirkung des diffusen Lichtes zur Geltung kommt.

Es ist noch nothwendig, auf eine Form der Sonnenbeleuchtung innerhalb der Baumkrone aufmerksam zu machen, welche aber für die im Schatten der Bäume auftretende Vegetation so gut wie bedeutungslos ist. Wenn die Sonne durch enge, im Laube freigelassene Lücken hindurchstrahlt, so erscheinen am Boden die bekannten, bei schiefem Lichteinfall elliptisch gestalteten Sonnenbilder. Die Intensität des Lichtes dieser

Sonnenbilder ist an sich eine geringe und würde noch geringer sein, wenn in denselben nicht auch die Wirkung des im Kronenschatten herrschenden diffusen Lichtes zur Geltung käme. Die Strahlen, welche diese Sonnenbilder erzeugen, divergiren nach unten, und es nimmt die Intensität derselben im umgekehrt quadratischen Verhältnisse der Entfernung von der das Sonnenbild erzeugenden Lücke im Laube ab. Im Schatten von *Acer platanoides* fand ich die Intensität der Strahlen, welche das Sonnenbild erzeugen, in einer Entfernung von 2—3 *m* von dem Schnittpunkt der Sonnenstrahlen am Boden zur Mittagszeit auf $^1/_{29}$ des allgemeinen Tageslichtes gesunken; im Buchenschatten betrug dieselbe gar nur $^1/_{46}$. Zudem wandern diese Sonnenbilder sehr rasch, so dass wohl ersichtlich ist, dass die Wirkung dieser Form der Sonneneinstrahlung nur eine sehr minimale sein kann. Buchen, welche in geschlossenem Bestande (also bei Ausschluss der directen Himmelsbeleuchtung) direct von der Sonne bestrahlt werden, lassen am Boden die Entwicklung von Grasanflug oder eine sehr wenig lichtbedürftige Vegetation (*Prenanthes purpurea* u. dergl.) zu, während, wenn bloss Sonnenbilder am Boden erscheinen und der Baum das Maximum seines Schattens erreicht hat, am Boden gar keine Phanerogamenvegetation zur Entwicklung kommt.

Es erhellt schon aus dieser Betrachtung, dass, wenn man von den frei exponirten, kleineren, sich nicht selbst beschattenden Gewächsen und einstweilen auch von der arctischen und alpinen Vegetation absieht, das diffuse Licht für die Gewächse viel wichtiger ist als das Sonnenlicht, welches eben nur abgeschwächt und nur indirect, nämlich durch Umsatz in diffuses Licht, sowohl für die Bäume und Sträucher, wie für die auf schattigen Standort angewiesenen Pflanzen zur Geltung kommt.

Direct wirkende hohe Lichtintensitäten bringen der Pflanze keinen Vortheil. Selbst unter den günstigsten Vegetationsbedingungen wehrt sie durch ihren Gestaltungsprocess das directe Sonnenlicht in hohem Masse ab, so dass sie sich in Genuss des für sie am zuträglichsten Lichtes setzt, d. i. das geschwächte Sonnen-, hauptsächlich aber das diffuse Licht.

Zur näheren Begründung dieser Sätze bringe ich noch folgende Bemerkungen vor.

Es gibt zahlreiche Gewächse, welche durch bestimmte Bewegung ihrer Blätter allen stärkeren Wirkungen der Sonne ausweichen, obgleich diese Gewächse zumeist auf den sonnigsten Standorten zu finden sind. Ich führe das bekannteste Beispiel für diese Kategorie von Gewächsen an: *Robinia Pseudoacacia*. Wie bekannt erheben sich an sonnigen Sommertagen schon in den Morgen- oder frühen Vormittagsstunden die Blättchen des Fiederblattes und stehen lange vor Mittag in der Richtung der einfallenden Sonnenstrahlen, entziehen sich also der Wirkung des stärksten Sonnenlichtes. Die Blättchen beginnen sich im Sommer zu erheben, wenn die Lichtintensität etwa ein Drittel der maximalen Intensität des Gesammtlichtes erreicht hat, und erreichen die Parallelstellung etwa bei der doppelten Intensität. Im Herbste ist ein grösserer Antheil des Gesammtlichtes zum Eintritt der Blattbewegung erforderlich, und ist nahezu die Gesammtstärke des Lichtes erforderlich, um die Parallelstellung mit den Sonnenstrahlen herbeizuführen. Unentwickelte Blätter werden durch das Sonnenlicht gar nicht beeinflusst, und junge, nahezu ausgewachsene Blätter erfordern relativ höhere Lichtintensitäten, um sich parallel zum Lichteinfall zu stellen. Durchschnittlich wird bei einer chemischen Lichtintensität von 0·3 der Beginn der Bewegung und bei 0·6 die Parallelstellung der Blätter wahrgenommen. Wie *Robinia* verhalten sich zahlreiche andere Gewächse, zumal die tropischen und subtropischen Leguminosen.

Bezüglich der Beleuchtung jener Holzgewächse, deren Laub in fixer Lichtlage verharrt, durch Sonnen- und diffuses Licht bemerke ich hier Folgendes. Das in der Peripherie der Baumkrone gelegene Laub geniesst nicht jenes intensive Sonnenlicht, wie es der Augenschein vermuthen liesse. Erstlich wird sehr viel von dem auf die Peripherie der Laubkrone fallenden Licht abgeworfen, und namentlich die Bäume des tropischen Vegetationsgebietes zeichnen sich häufig durch starke Lichtreflexion der Blätter aus. Das auffallende Sonnenlicht ist ferner in der Kronenperipherie durch die daselbst stattfindende und schon erörterte Verminderung des diffusen Lichtes geschwächt, und

zudem schützen sich diese Blätter häufig dadurch vor dem intensivsten Lichte, dass sie bei Annahme der fixen Lichtlage dem stärksten Sonnenlichte ausweichen, auf welchen Gegenstand ich in diesem Capitel noch zurückkomme. Nicht selten schützen sich aber diese peripheren Blätter in anderer Weise vor zu starker Sonnenwirkung, indem sich nämlich ihre Spreiten nach oben concav krümmen, wodurch eine partielle Selbstbeschattung der Blattflächen hervorgerufen wird. Aber schon in der Nähe der Kronenperipherie, an Stellen, wo die Schattenrisse der äusseren Blätter reichlich auf das Laub fallen, ist die Besonnung der Blätter nur eine kurz anwährende und selbstverständlich eine sehr geschwächte. Nach Beobachtungen, welche ich an einem sonnigen Julitag anstellte, beziehungsweise anstellen liess, fiel bei der Buche auf solche Blätter das Sonnenlicht während des ganzen Tages nur durch 21 Minuten, aber nicht zusammenhängend, sondern in Zeiträumen von 45—114 Secunden. Dazu ist noch zu bemerken, dass gewöhnlich nur ein Theil der Blattoberfläche besonnt war. In der Tiefe der Krone einer reich entwickelten Buche, wo das Sonnenlicht nur mehr in Form von Sonnenbildern sich zu erkennen gibt, werden an sonnigen Tagen viele Blätter gar nicht von Sonnenstrahlen getroffen, andere nur durch kurze Zeit.

Das diffuse Licht strahlt auf die Pflanze in den verschiedensten Richtungen. Liegt das Organ einer Pflanze horizontal auf dem Boden, z. B. ein grundständiges Blatt, so empfängt die Oberseite derselben von allen Seiten diffuses Licht, wenn auch selbstverständlich nicht von gleicher Stärke; ein nicht am Boden liegendes, vom Stengel abstehendes Blatt erhält aber geradezu von allen Seiten diffuses Licht, selbst von unten her. Es kann sich deshalb das Blatt in keiner Lage der Wirkung des diffusen Lichtes entziehen; aber dem Einflusse des Sonnenlichtes kann es sich durch Parallelstellung mit den Sonnensrahlen entziehen.

Die grosse physiologische Bedeutung des diffusen Tageslichtes für die Pflanze spricht sich auch in der von mir zuerst constatirten Thatsache aus, dass in der Regel das diffuse Licht die fixe Lichtlage der Blätter bestimmt, indem dieselben sich

gewöhnlich senkrecht auf das stärkste ihnen zufliessende diffuse Licht stellen.[1] Auch in den Tropen habe ich diese Regel bestätigt gefunden. Aber es tritt hier häufiger wie bei uns der Fall ein, dass die Blätter dem stärksten Sonnenlichte, sei es durch aufgerichtete, sei es durch nach abwärts gekehrte Lage ausweichen und sich so vor dem stärksten, nämlich vor dem vom Zenith kommenden Sonnenlichte schützen. Nur verhältnissmässig wenige, zudem schütter belaubte Gewächse zeigen in der Gesammtbelaubung dieses Verhalten (z. B. *Gonocaryum pyrosperma* Scheff., *Pavetta pulcherrima* T. et B.); häufiger kommt es vor, dass bloss die peripheren Blätter der Krone das genannte Verhalten zeigen, während die im Inneren der Krone gelegenen Blätter, der Regel folgend, sich senkrecht auf das stärkste diffuse Licht des ihnen zugewiesenen Areals stellen.[2]

Da die Blätter sich in der Regel in der angegebenen Weise nach dem stärksten diffusen Lichte orientiren, so kann nicht bezweifelt werden, dass dieses Licht es ist, welches in der Regel die grösste Assimilationsarbeit im Blatte zu leisten hat.

Drittes Capitel.

Der Lichtgenuss einiger krautartiger, staudenartiger und epiphytischer Gewächse.

Obgleich ich im Laufe der letzten Jahre sehr zahlreiche Pflanzen dieser Kategorie untersuchte, so will ich meine Angaben über den Lichtgenuss derselben doch nur auf die Anführung besonders charakteristischer Fälle beschränken. Es handelt sich ja in dieser Abhandlung hauptsächlich um principielle Erörterungen. Detaillirte Studien über den Lichtgenuss der Pflanzen werden, wenn meine Anregungen, wie ich hoffe, auf fruchtbaren Boden fallen, von anderen Forschern ausgeführt werden.

Aber auch die nachfolgenden Daten erheben nicht den Anspruch auf erschöpfende Darstellung des Lichtgenusses der

---

[1] Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen. II. Theil. Denkschriften der kaiserl. Akademie in Wien, Bd. 43 (1880).

[2] Wiesner, Pflanzenphysiol. Mitth. aus Buitenzorg. I. Beobachtungen über die fixe Lichtlage der Blätter tropischer Gewächse. Diese Berichte, Bd. 103 (1894).

angeführten Pflanzen. Denn abgesehen davon, dass selbst für einen und denselben Beobachtungsort (z. B. Wien) durch umfassendere Beobachtungen die Grenzen des Lichtgenusses einer bestimmten Pflanze sich in manchen Fällen noch genauer werden ziehen lassen, muss gleich hervorgehoben werden, dass der Lichtgenuss einer und derselben Pflanze sich nach geographischer Breite und Seehöhe gesetzmässig ändert, ja dass auch innerhalb der Vegetationsperiode die Lichtverhältnisse einer Pflanze einem gesetzmässigen Wechsel unterworfen sind.

Für jede dieser drei genannten Beziehungen finden sich in der nachfolgenden Zusammenstellung die begründenden Beobachtungen.

1. Wüstenpflanzen. In den Wüsten der weiteren Umgebung von Cairo hatte ich Gelegenheit, zahlreiche Charakterpflanzen dieser Vegetationsformation zu beobachten. Ich nenne: *Reaumurea hirtella* Jaub., *Heliotropum luteum* Poir., *Trichodesma africana* R. Br., *Calligonum comosum* L'Hér., *Zilla myaroides* Forsk., *Zollikoferia nudicaule* Boiss., *Forskalia tenacissima* L., *Zygophyllum album* L. und *simplex* L., *Daemia cordata* R. Br., *Fagonia cahirica* Boiss., *Reseda decursiva* Forsk., *Convolvulus lanatus* Vahl., *Anthemis melampodina* Del., *Trigonella stellata* Forsk., *Farsetia aegyptiaca* Turra. Unter all' den beobachteten Pflanzen ist nicht eine einzige, welche durch einen Theil der Vegetationsorgane einen anderen Theil im Lichtgenusse in merklichem Masse zu beeinträchtigen im Stande wäre. Selbst bei den mehr als meterhohen *Zilla*-Arten ist die Lichtreduction eine so geringe, dass sie sich nur schwer feststellen liesse. Eine solche wäre auch zwecklos. Denn was sonst an einer Pflanze durch Selbstbeschattung zum Zwecke des Schutzes des Chlorophylls, zur Einschränkung der Transpiration etc. geleistet wird, geschieht bei diesen Pflanzen fast durchaus durch Einrichtungen, welche in der Gewebebildung begründet sind, z. B. durch dichte Haarbedeckung bei *Convolvulus lanatus* und *Anthemis melampodina*. Diese Einrichtungen darzulegen, liegt, obgleich ich in dieser Richtung mancherlei interessante Beobachtungen angestellt habe, ausserhalb des Rahmens dieser Abhandlung. Ich erwähne nur, dass die Wüstenpflanzen, welche unter allen Gewächsen der unein-

geschränktesten Lichtwirkung ausgesetzt sind, gleich den auf das tiefste beschatteten grünen Pflanzen, im Vergleiche zu den anderen Gewächsen ein Minimum organischer Substanz produciren, und noch weit mehr als die typischen Xerophyten unserer Flora lehren, dass uneingeschränkter Genuss des Sonnenlichtes der Pflanze keinen Vortheil bietet. Selbst Pflanzen, die in anderen Vegetationsgebieten in üppiger Entfaltung vorkommen, z. B. *Phragmites communis*, reduciren, falls sie den klimatischen Verhältnissen des subtropischen Wüstenklimas Stand zu halten vermögen, ihre Vegetationsorgane im Wüstengebiete häufig in einer Weise, dass sie nicht wiederzuerkennen sind, wie die Wüstenform des Schilfrohres: *Phr. com. stenophylla* Boiss. lehrt. Inwieweit andere Factoren bei der Einschränkung der Substanzbildung dieser Pflanze mitwirken, muss hier unerörtert bleiben.

2. *Bellis perennis*, *Ornithogalum umbellatum* und *Taraxacum officinale*. Über den Lichtgenuss dieser Pflanzen habe ich mehrere Jahre hindurch eingehende Beobachtungen in der Umgebung Wiens angestellt, namentlich im Prater, wo alle drei auf dem gleichen Boden, und abgesehen von der Beleuchtung, unter völlig gleichen Bedingungen vorkommen. Auf den meisten Wiesenplätzen des Praters finden sich anfangs Mai alle drei frei exponirt und sind hier fast der vollen Wirkung des gesammten Tageslichtes ausgesetzt. Das Maximum ihres specifischen Lichtgenusses betrug daselbst $^1/_{1\cdot1}$—$^1/_{1\cdot3}$, da eine absolut freie Exposition auf den Wiesenplätzen des Praters nicht stattfindet. Es ist dieses Maximum auch das Maximum des Lichtgenusses für *Ornithogalum umbellatum*, während die beiden anderen Pflanzen die ganze Vegetationsperiode hindurch auch auf völlig freiem Standorte zu finden sind. L (max) für *Bellis perennis* und *Taraxacum officinale* ist mithin $= 1$ und nach meinen bisherigen Beobachtungen für *Ornithogalum umbellatum* L (max) $= {}^1/_{1\cdot1}$—$^1/_{1\cdot3}$.

Zu dieser Zeit (anfangs Mai) geht *Bellis* nicht in den Schatten der Au, wohl aber *Ornithogalum* und *Taraxacum*; ersteres bis L (med) $= {}^1/_{3\cdot8}$ (I (max) $= 0\cdot312$), letzteres bis L (med) $= {}^1/_8$ (I (max) $= 0\cdot152$). Das mittlere, durch die Bäume der Au gebildete Schattenlicht, bis zu welchem *Ornithogalum*

vordringt, beträgt mithin $^1/_{3\cdot 8}$ des gesammten Tageslichtes, und der correspondirende Werth bezüglich *Taraxacum* beträgt $^1/_8$.

Im Mai nähert sich *Bellis* den Bäumen der Au bis zu einer Lichtstärke von $^1/_{3\cdot 3}$ (im Juni geht es in den Schatten bis $^1/_{5\cdot 4}$).

Ornithogalum umbellatum ist auf die genannte Frühjahrsperiode angewiesen, während die beiden anderen Pflanzen, namentlich aber *Bellis perennis*, fast die ganze Vegetationsperiode hindurch im blühenden Zustande anzutreffen sind. Im April reicht L (med) für *Bellis* bis $^1/_2$, im Mai bis $^1/_{3\cdot 3}$, im Juni bis $^1/_{5\cdot 4}$. Im April beträgt L (med) für *Taraxacum officinale* bis $^1/_4$, im Mai und Juni bis $^1/_{12}$.

Im Spätherbst verhalten sich *Bellis* und *Taraxacum* wie im Frühlingsbeginne, ihr Lichtgenuss ist wieder ein grösserer geworden.

Die bisherigen Beobachtungen über den Lichtgenuss der drei genannten Pflanzenarten haben (für Wien) die folgenden Werthe ergeben:

		L (max)	I (max)	Untere Grenze für L (med)	Aus der mittleren Intensität bezüglich L (med) berechnete Intensität
Bellis perennis	April	1	0·942	$^1/_2$	0·235
	Mai	1	1·125	$^1/_{3\cdot 3}$	0·174
	Juni	1	1·300	$^1/_{5\cdot 4}$	0·112
Ornithogalum umbellatum	anfangs Mai	$^1/_{1\cdot 1}$—$^1/_{1\cdot 3}$	0·923—1·090	$^1/_{3\cdot 8}$	0·120
Taraxacum officinale	April	1	0·942	$^1/_4$	0·106
	Mai—Juni ..	1	1·300	$^1/_{12}$	0·050

3. *Corydalis cava* L. kommt in der Ebene oder im Hügellande auf gedecktem Standorte vor, nicht selten ($L = {^1/_2}$—$^1/_4$) nur einer maximalen Intensität $= 0\cdot 25$—$0\cdot 40$ ausgesetzt. In diesem Frühlinge beobachtete ich nun diese Pflanze in der subalpinen Region (Hohenberg in Niederösterreich; Seehöhe 475 *m*; der Beobachtungsort hatte eine beiläufige Seehöhe von 500 *m*) in völlig freier Exposition [$L = {^1/_{1\cdot 2}}$; I (max) $= 0\cdot 647$]. In derselben Gegend fiel es mir auf, dass auch *Anemone nemorosa* viel freier als in der Ebene oder im Hügellande bei uns anzu-

treffen ist.[1] Nimmt man nur auf die Intensität des Lichtes Rücksicht, so sollte man gerade das umgekehrte Verhalten vermuthen; denn mit der Zunahme der Seehöhe nimmt die Intensität des Lichtes, vor Allem die Intensität der sogenannten chemischen Strahlen zu; es müsste also gerade auf hoch gelegenen Standorten ein Schutz dieser Pflanze gegen das starke Licht vermuthet werden. Eine Erklärung dieser merkwürdigen Thatsache werde ich erst in einem später folgenden Capitel versuchen.

4. *Anemone nemorosa.*[2] Mitte April.

L (max) $= {}^1/_{2\cdot5}$. I (max) $= 0\cdot399$.

L (med) reicht bis ${}^1/_5$; I (med) $= 0\cdot089$. Aber nur bis L (med) $= {}^1/_{3\cdot8}$ [I (med) $= 0\cdot132$] fand ich die Pflanze üppig.

Bei L (med) $= {}^1/_5$ tritt sie schon spärlich und, wie mir schien, nicht mehr kräftig entwickelt auf.

Zu Hohenberg in Niederösterreich, etwa in einer Seehöhe von 500 *m*, fand ich L (max) $= {}^1/_{1\cdot3}$ [I (max) $= 0\cdot592$].

5. *Lamium purpureum.* L (max) $= 1$, sowohl im April als Mai; normal entwickelt geht sie bis ${}^1/_2$, später bis ${}^1/_{3\cdot5}$. Auch in viel tieferem Schatten habe ich sie ausnahmsweise auch, aber in entschieden etiolirtem Zustande, blühend gefunden (siehe oben S. 607).

6. *Lamium maculatum*, April — Mai. $L = {}^1/_{1\cdot5} - {}^1/_8$, [$I$ (max) $= 0\cdot800 - 0\cdot150$].

7. *Cardaria Draba*, Mai $L = 1 - {}^1/_{10}$ [I (max) $= 1\cdot200$ bis $0\cdot120$).

8. *Sisymbrium Alliaria.* Mai $L = {}^1/_3 - {}^1/_{11}$; bei ${}^1/_{11}$ schon armblättrig.

9. *Salvia pratensis.* Mai $L = 1 - {}^1/_{2\cdot5}$ [I (max) $= 1\cdot200$ bis $0\cdot480$].

10. *Hepatica triloba* fand ich im April blühend bei $L =$ $= {}^1/_{1\cdot8} - {}^1/_6$ [I (max) $= 0\cdot555 - 0\cdot166$], und zwar habe ich

[1] Wie mir Herr Dr. K. Fritsch, dem ich die auf *Corydalis cava* und *Anemona nemorosa* bezugnehmenden oben angeführten Daten mittheilte, sagte, kommen auch andere in die subalpine Region hinaufsteigende Pflanzen, z. B. *Scilla bifolia*, in der Höhe freier exponirt als in der Ebene vor.

[2] Wenn kein anderer Standort angegeben ist, so ist als Beobachtungsort Wien und nähere Umgebung zu verstehen.

dieselbe im Buchen- und im Föhrenwalde genau beobachtet. Während im unbelaubten Buchenwalde die Lichtstärke im April etwa $^1/_{1\cdot5}$ bis $^1/_2$ beträgt und nur im Schatten des Hauptstammes bis $^1/_6$ sinken kann, beträgt die mittlere Lichtstärke innerhalb des Föhrenbestandes (selbstverständlich bei Ausschluss seitlichen Himmelslichtes) $^1/_{11}$ [I (max) = 0·099]. Stehen die Bäume, was ja für den Föhrenwald Regel ist, nicht dicht neben einander, so wechseln hellere Stellen des Waldbodens mit dunkleren ab. Ich fand nun *Hepatica* im Föhrenwalde nie an den stark beschatteten, sondern stets nur an den helleren Stellen; beispielsweise niemals am Grunde der Stämme, während sie im Buchenwalde an solchen Stellen häufig zu finden ist.

Im belaubten Buchenwalde findet man beblätterte Exemplare von *Hepatica* bis zu einer Intensität von $^1/_{15}$ und hin und wieder auch noch darunter. Es tritt also diese Pflanze im Buchenwalde bei niedereren Lichtintensitäten als im Föhrenwalde auf. Der Grund dieses verschiedenen Verhaltens liegt in der frühen Blattentwicklung dieser Pflanze, welche sich vollzieht, bevor der Buchenwald noch belaubt ist. Während der Blattentwicklung der *Hepatica* im Buchenwalde (Mitte April) ist dieser noch wenig belaubt, und die Lichtintensität des Buchenschattens beträgt in dieser Zeit $^1/_3$—$^1/_8$. Bei dieser Lichtintensität kommen also die Blätter der *Hepatica* zur Entwicklung, aber sie bleiben erhalten und functioniren noch bei viel geringeren Intensitäten. So erklärt es sich also, dass *Hepatica* im Buchenwalde in tieferem Schatten als im Föhrenwalde vorkommt; in beiden findet sie genügend Licht zur Blattentwicklung, aber sie erträgt stärkere Beschattung als ihr im Föhrenwalde zu Theil wird.

Hepatica blüht also bei $^1/_{1\cdot8}$—$^1/_6$, gewöhnlich bei $^1/_2$—$^1/_3$ [I (max) = 0·499—0·333, I (med) = 0·242—0·166] und entwickelt die Blätter bei $^1/_3$—$^1/_8$ [I (max) = 0·123—0·329; I (med) = 0·062—0·171]. Herangewachsen finden wir die Blätter normal und functionirend bis $^1/_{15}$ und darunter (im äussersten Falle bei $^1/_{27}$ [I (max) = 0·036], aber schon nicht mehr assimilirend und desshalb verkümmernd).

Um zu erfahren, wie die Laubentwicklung von *Hepatica triloba* bei verschiedenen Lichtintensitäten und sonst gleichbleibenden Vegetationsbedingungen vor sich geht, wurden mit jungen Blattanlagen versehene Pflanzen von Mitte April bis Mitte Mai unter gleichen und möglichst günstigen Vegetationsbedingungen, aber verschieden und genau controlirten Lichtverhältnissen, cultivirt.

Bei $L = 1$ [I(max) $= 1\cdot250$; I(med) $= 0\cdot598$] entwickelten sich derbe hellgrüne Blätter, welche im Durchschnitte folgende Dimensionen hatten:

Blattstiel	=	29 *mm*
Länge der Spreite	=	18
Breite der Spreite	=	29

Bei $L = {}^1/_6$ [1] [I(max) $= 0\cdot317$; I(med) $= 0\cdot167$] entwickelten sich Blätter von durchaus normaler Grösse und normalen Abmessungen:

Blattstiel durchschnittlich	=	108 *mm*
Länge der Spreite	=	37
Breite der Spreite	=	60

Bei $L = {}^1/_8$ [I(max) $= 0\cdot158$; I(med) $= 0\cdot082$] dessgleichen, nämlich

Blattstiel durchschnittlich	=	100 *mm*
Länge der Spreite	=	34
Breite der Spreite	=	55 [2]

Bei $L = {}^1/_{15}$ [I(max) $= 0\cdot066$; I(med) $= 0\cdot038$] waren schon die Blattstiele sichtlich überverlängert und die Spreiten reducirt.

---

[1] Es war bei der Cultur im Freien, beziehungsweise im Gewächshause nicht möglich, genau jene Lichtintensitäten herzustellen, bei welchen im Freien die Blattbildung beobachtet wurde.

[2] Die im Freien zur Entwicklung gekommenen Exemplare nehmen auf jenem Standorte, welchem die cultivirten entnommen wurden, fast genau dieselbe Dimension an. Doch habe ich im Freien hin und wieder Blätter dieser Pflanze angetroffen, welche weitaus grösser waren. So fand ich beispielsweise am Kahlenberg ein Exemplar, dessen Blätter 61 *mm* lang, 115 *mm* breit waren und dessen Blattstiel 135 *mm* betrug.

Höchst auffallend war der etiolirte Charakter der Versuchspflanzen bei $L = {}^1/_{25}$ [I (max) $= 0 \cdot 039$; I (med) $= 0 \cdot 019$], indem der Blattstiel eine Länge von 145 *mm* erreichte, die Lamina aber im Durchschnitt blos 22 *mm* lang und 32 *mm* breit war, die Oberseiten der blassgrünen Blätter waren stark concav.

Im Dunkeln hatten die Blattstiele eine durchschnittliche Länge von 174 *mm* erreicht, während die Abmessungen der chlorophylllosen Lamina bloss 11, beziehungsweise 17 *mm* betrugen.

Diese Versuche lehren, dass der factische Lichtgenuss der Blätter von *Hepatica triloba* dem optimalen Lichtbedürfnisse dieser Pflanze entspricht, indem reducirte Blätter, wie solche künstlich bei unterhalb oder oberhalb der dem factischen Lichtgenusse entsprechenden Lichtintensitäten gezogen werden können, in der Natur nicht zur Ausbildung kommen (siehe oben S. 607). Der factische Lichtgenuss dieser Pflanze entspricht somit der zweckmässigsten Beleuchtung; Individuen, welche unter anderer als der optimalen entsprechenden Beleuchtung vorkommen, gehen im Freien, offenbar in Folge Concurrenz mit anderen Pflanzen, zu Grunde.

11. *Orobus vernus.* Ende April, anfangs Mai. $L = {}^1/_3 - {}^1/_5$.

12. *Chelidonium majus.* Blattentwicklung bei $L = {}^1/_2 - {}^1/_{3 \cdot 8}$ im April; Blüthe Ende April und Mai bei ${}^1/_3 - {}^1/_8$, im Juni und Juli geht diese Pflanze noch tiefer in den Schatten.

13. *Capsella bursa pastoris.* Blüht im März und April bei $L = 1 - {}^1/_5$, im Mai bei $1 - {}^1/_{10}$ und scheint im Juni und Juli noch tieferen Schatten aufzusuchen.

14. *Euphorbia Cyparissias* blüht im April bei ${}^1/_{1 \cdot 4} - {}^1/_{3 \cdot 9}$, im Mai und Juni im Walde selbst noch bei $L = {}^1/_{12}$.

15. *Lithospermum arvense* L. Anfangs Mai ist $L = 1 - {}^1/_3$.

16. *Cynanchum vincetoxicum.* Ende Mai, anfangs Juni. Nach zahlreichen Beobachtungen wächst diese Pflanze im Freien bei $L = {}^1/_{1 \cdot 5} - {}^1/_{33}$ [I (max) $= 1 - 0 \cdot 045$]; bei ${}^1/_{30} - {}^1/_{33}$ schon deutlich verkümmert. Sie blüht bei $L = {}^1/_{1 \cdot 5} - {}^1/_{22}$ [I (max) $= 1 - 0 \cdot 068$]; bei ${}^1/_{20} - {}^1/_{22}$ ist sie schon armblüthig (siehe Curventafel 1).

17. *Convallaria multiflora.* Mai. Blattentwicklung bei $L = {}^1/_{1\cdot 8}$—${}^1/_8$, Blüthe bei $L = {}^1/_{10}$—${}^1/_{14}$.

18. *Parietaria erecta.* Starkes Wachsthum der Vegetationsorgane im Mai; $L = {}^1/_6$—${}^1/_8$ [I (max) = 0·211—0·150]. Im Juni wachsend und blühend; $L = {}^1/_{6\cdot 2}$—${}^1/_{61}$ [I (max) = = 0·229—0·023]. Bei der stärksten Beleuchtung, welche diese Pflanze im Sommer verträgt, sind die Blätter klein, blassgrün, die Stengelglieder kurz, und es werden nur wenig Blüthen gebildet. Auch die im Minimum der Beleuchtung zur Entwicklung gekommene Pflanze hat relativ kleine Blätter und bringt nur wenige Blüthen hervor.

Die oben angegebenen Werthe für L bezeichnen die Stärke jenes Lichtes, welches *Parietaria* von aussen bekommt, das sie also im Schatten jener Holzgewächse, unter welchen sie sich aufhält, empfängt. Durch Selbstbeschattung sinkt für die tiefer stehenden Blätter dieser Pflanze der Werth noch beträchtlich tiefer.

19. *Thymus serpyllum.* $L = 1$—${}^1/_{4\cdot 2}$ Juni. I (max) = 1·412 bis 0·336]. I (med) = 0·72—0·171.

20. *Sedum acre.* $L = 1$—${}^1/_{2\cdot 1}$. I (max) = 1·352—0·643. I (med) = 0·676—0·342.

21. *Prenanthes purpurea.* Üppiges Wachsen und Blühen bei L (med) = ${}^1/_{18}$ Juli. I (med) = 0·099—0·033. Bei L (med) = = ${}^1/_{20}$—${}^1/_{30}$, August, zu Kirchdorf in Oberösterreich [I (med) = = 0·055—0·037] nur verkümmerte Blüthen hervorbringend oder gänzlich blüthenlos.

22. Beobachtungen über einige Gräser. Diese Pflanzenfamilie bietet in Bezug auf den Lichtgenuss ein höchst interessantes Verhalten dar. Einige, namentlich die cosmopolitischen Species, sind den verschiedensten Lichtstärken angepasst, während wieder andere auf bestimmte, wenig veränderliche Lichtintensitäten angewiesen sind. Es scheint dies namentlich bei zahlreichen frei exponirten Gräsern der Fall zu sein. Sowohl bei uns, als in den Tropen gibt es Gräser, welche, freilich ohne zu blühen, in sehr tiefen Schatten reichen. Bei uns findet man Grasanflug noch bis $L = {}^1/_{60}$ [I (max) = 0·02], in den Tropen bis ${}^1/_{100}$ (= 0·016).

Die nachfolgend mitgetheilten Beobachtungen mögen zu weiteren Beobachtungen über den Lichtgenuss der Gräser anregen.

In der Umgebung von Wien habe ich folgende Gräser bezüglich ihres Lichtgenusses genauer untersucht: *Poa annua* L., *Dactylis glomerata* L. und *Hordeum murinum* L.

Poa annua blüht anfangs März bei $1—{}^1/_3$ [I (max) $=$ $= 0 \cdot 893—0 \cdot 297$] und anfangs April bei $L=1—{}^1/_4$ [I (max) $=$ $= 1—0 \cdot 25$]. Bis gegen Ende April sah ich sie in Blüthe bei $L=1—{}^1/_7$ [I (max) $= 1 \cdot 1—0 \cdot 157$), bis Mitte Mai bei $L=1—{}^1/_{14}$ [I (max) $= 1 \cdot 3—0 \cdot 092$]. Im Juni beobachtete ich sie bis $L={}^1/_{41}$ [I (max) $= 0 \cdot 039$]. Zu dieser Zeit verkümmert sie bei völlig freier Exposition auf trockenem sandigen Boden, ist aber auch auf gutem Boden bei völlig freier Exposition reducirt, bildet kurze, fast blattlose Halme und gedrungene Blüthenstände aus. Freilich wird sie hier häufig von höher sich entwickelnden Gräsern überwachsen, dadurch im Lichtgenusse eingeschränkt und kommt dann zu besserer Ausbildung.

Dactylis glomerata L. Nach meinen durch zwei Jahre fortgesetzten Beobachtungen ist L für diese Pflanze $1—{}^1/_{52}$ [Juni: I (max) $= 1 \cdot 3—0 \cdot 026$]. Bei $L=1—{}^1/_{11}$ [I (max) $= 1 \cdot 3—0 \cdot 118$] fand ich die Pflanze normal mit gedrungenen breiten und dichten Blüthenknäueln, von da an bis etwa $L={}^1/_{30}$ [I (max) $=$ $= 0 \cdot 043$] bildet sich eine Schattenform mit kürzeren Stengeln und schmaler langgezogener Blüthenrispe aus. Auch bei hoher Lichtstärke ($L = 1—{}^1/_{1 \cdot 2}$) bleiben die Stengel kurz, aber die Blüthenstände kommen zu umso stärkerer Entwicklung. Bei $L = {}^1/_{39}$ [I (max) $= 0 \cdot 033$] fand ich sie nicht mehr blühend. Solche sterile Exemplare reichen bis zu einem Waldschatten von L (min) $= {}^1/_{52}$.

Für *Hordeum murinum* in Blüthe fand ich $L=1—{}^1/_4$ [I (max) $= 1 \cdot 3—0 \cdot 325$]. Sterile Exemplare finden sich in tieferem Schatten. Wie weit *Hordeum* in blüthenlosem Zustande in den Schatten reicht, habe ich nicht constatirt. Die blühende Pflanze ist, wie man sieht, in engere Intensitätsgrenzen gebannt als die beiden früher genannten Gräser.

Poa dura Scop. verhält sich ähnlich und scheint noch grössere Anforderungen an das Licht zu stellen. Doch sind

meine Beobachtungen nicht ausreichend genug, um mich hierüber bestimmter aussprechen zu können.

Die auf den Rasenflächen des Esbekieh-Gartens in Cairo stellenweise vorkommende *Poa annua* habe ich genau auf ihre Lichtverhältnisse geprüft und auch eine andere Grasart in die Beobachtung einbezogen, welche in Bezug auf ihren Lichtgenuss ein sehr charakteristisches Verhalten darbietet, nämlich *Stenotaphrum americanum* Schrk. Dieses Gras bedeckt die nicht oder nur zeitweise und wenig beschatteten Rasenflächen des genannten Gartens, und es soll die hohen Luft- und Bodentemperaturen und die hohen Lichtintensitäten besser vertragen als alle anderen Grasarten, welche in den Gärten Cairos zur Rasenbildung versuchsweise verwendet wurden.[1] Wo der Boden stark und durch längere Zeit beschattet ist, tritt diese Grasart zurück. So viel ich gesehen habe (anfangs bis Mitte März), ist für diese Pflanze $L = 1-{}^1/_3$ $[I\,(\text{max}) = 0\cdot893-0\cdot297]$. Von hier an, tiefer in den Schatten der Bäume hinein, treten neben *Oxalis corniculata* andere Grasarten auf. Unter diesen Gräsern habe ich nur *Poa annua* auf den Lichtgenuss genauer untersucht. Ich fand sie in den ersten Tagen des März nirgends bei $L = 1$ $[I\,(\text{max}) = 0\cdot752-0\cdot839]$, sondern erst vom äusseren Schatten $[L = {}^1/_3;\ I\,(\text{max}) = 0\cdot250-0\cdot279]$ bis in den tieferen inneren Schatten der Bäume [*Ficus elastica* und *bengalensis*; $L = {}^1/_9-{}^1/_{13}$, $I\,(\text{max}) = 0\cdot093-0\cdot057$], und zwar im blühenden Zustande. Dass sie in freier Exposition bei einer Intensität von $0\cdot8$ nicht, oder nur sehr vereinzelt auf den Rasenplätzen auftritt, während sie bei uns noch Intensitäten von 1 und sogar darüber verträgt, scheint wohl nur darin begründet zu sein, dass sie von *Stenotaphrum* auf sonnigen Standorten verdrängt wird. Anfangs März geht *Poa annua* bei uns nur bis ${}^1/_3$ in den Schatten (siehe oben Seite 642). Aber selbst, wenn bei uns jene mittägliche Sonnenhöhe erreicht ist, wie in Cairo

[1] Vielfach wird zur Rasenbildung in den Gärten Cairos auch eine aus Peru stammende krautartige Verbenacee: *Lippia canescens* Kunth mit Erfolg herangezogen. Die bewurzelten Stöcke dieser Pflanze bilden liegende, sich nicht bewurzelnde Äste, welche dicht mit kleinen Blättern besetzt sind und sich dicht dem Boden anschmiegen. Sie kommt, so viel ich zu beobachten Gelegenheit hatte, unter den gleichen Lichtverhältnissen wie das oben genannte *Stenotaphrum* vor.

zur Zeit meiner Beobachtungen (3. März; Sonnenstand zu Mittag in Cairo 53°18′), d. i. Mitte April, so ist sie noch nicht bei so niederen Lichtstärken wie in Cairo zu finden. In einem späteren Capitel wird diese bemerkenswerthe Thatsache discutirt werden.

In Java habe ich den Lichtgenuss von zwei dort gemeinen Gräsern genau verfolgt; es sind dies *Paspalum platycaule* Poir. und *Orthopogon Burmannii* R. Br.[1]

Das erstere dieser beiden Gräser geht steril allerdings bis $L = {}^1/_{30}$ [I (max) = 0·053], aber blühend fand ich es nur bei $L = 1 - {}^1/_3$ [I (max) = 1·582 — 0·52]. Aber selbst innerhalb dieser engen Grenzen der Beleuchtung verhält sich die Pflanze verschieden, indem sie bei $L = 1$ kleine Blätter und gedrungene Blüthenstände ausbildet und auch bei $L = {}^1/_3$ reducirt erscheint, hingegen bei ${}^1/_{1\cdot8} - {}^1/_{2\cdot2}$ viel üppiger, sowohl was das Blatt, als die Blüthenstände anbelangt, ausgebildet ist.

Das oben genannte *Orthopogon* blüht auch an schattigen Stellen. Wodurch dieses Gras aber ausgezeichnet ist, das ist die Fähigkeit desselben, blüthenlos bis in eine Tiefe des Schattens einzudringen, wie kaum ein anderes Gras und vielleicht keine andere phanerogame Pflanze der Tropen. Ich fand die Rasen dieses Grases unter *Cynometra* noch bei $L = {}^1/_{52}$ [I (max) = = 0·032], in kleiner Menge unter diesem Baume selbst noch bei $L = {}^1/_{82}$ [I (max) = 0·019; I (med) = 0·008], ja in spurenweisen Anflügen im Schatten einer *Myristica moschata* bei $L = {}^1/_{100}$ [I (max) = 0·016], aber nicht mehr im Schatten des tiefsten Palmendickichts, nämlich bei $L = {}^1/_{120}$ [I (max) = = 0·011; I (med) = 0·003].

23. Flechten. Von grossem Interesse wird es sein, die Lichtverhältnisse der Flechten kennen zu lernen. Meine gelegentlich angestellten, diese Pflanzengruppe betreffenden Lichtmessungen mögen hiezu anregen.

---

[1] Nach Bestimmungen, welche ich Herrn Dr. V. Schiffner verdanke. In Betreff der zweitgenannten Pflanze theilt mir Herr Dr. Schiffner mit, dass die von mir beobachtete Pflanze unter dem Namen *Orthopogon Burmannii* R. Br. (*Oplismenus Burmannii* P. Beauv.) gehe, dass sie aber eine andere, neue Species repräsentire, welche er unter dem Namen *Orthopogon Wiesneri* beschreibt.

Da die Flechten, welche ich in Buitenzorg beobachtete, derzeit noch nicht bestimmt sind, so beschränken sich meine Angaben bloss auf europäische Arten. Dass die an der Polargrenze der Vegetation auftretenden Flechten das volle dort herrschende Tageslicht geniessen, kann man mit Bestimmtheit aussprechen, denn die auf der trockenen Tundra vorkommenden Flechten haben keinerlei Deckung, für sie ist L während des ganzen nordischen Tages nahezu $= 1$. Die Stärke des dortigen Lichtes ist aber nicht näher bekannt.

Auch bei uns existiren nicht wenige Flechten, welche dem vollen Lichtgenusse ausgesetzt sind, wie *Parmelia conspersa* Ebr., *P. prolixa* Ach.[1]

Genauer als diese beiden Arten habe ich die in der Umgebung von Mödling auf Dolomitfelsen häufige *Verrucaria calciseda* D. C. auf ihren Lichtgenuss geprüft. Am besten gedeiht sie bei $L = 1—{}^1/_3$.[2] Tiefer beschattet kommt sie spärlicher fort und verkümmert bei $L = {}^1/_{29}$.

Ähnlich so verhält sich die fast über die ganze Erde verbreitete *Physica (Xanthoria) parietina* L., welche in völlig freier Exposition auftritt, aber in den Schatten geht, nach den von mir angestellten Beobachtungen bis ${}^1/_{30}$, dabei aber verkümmert.

Auch die auf den Felsen der Brühl (bei Mödling) häufige *Psora lucida* Sw. habe ich zwischen $L = 1—{}^1/_{30}$ gefunden, sie gedeiht aber bei den höheren Intensitäten (etwa $1—{}^1/_4$) besser.

Physcia tenella Scop. scheint sehr lichtbedürftig zu sein; ich beobachtete sie auf freien Standorten und an gedeckten nur bis ${}^1/_8$.

Endocarpon miniatum L. gedeiht nach meinen Beobachtungen am besten bei $L = {}^1/_3—{}^1/_8$, doch fand ich sie auch bei $1—{}^1/_{24}$.

---

[1] Die Bestimmung der von mir geprüften Flechten verdanke ich Herrn Dr. Zahlbruckner, welcher es auch übernahm, die von mir in den Tropen untersuchten Flechten zu bestimmen.

[2] Die directen Intensitätswerthe habe ich bei den auf die Flechten bezugnehmenden Angaben nicht angeführt, da die Flechten während der ganzen Vegetationsperiode functioniren und fortwährend, wenn auch langsam, wachsen. Sie sind also während dieser Periode der verschiedensten Lichtstärke ausgesetzt. Angenähert erhält man aus L die mittleren Intensitätsmaxima, wenn man I (max) $= 1$ setzt.

Diesen lichtsuchenden Flechten stehen andere gegenüber, welche stärkeres Licht meiden und die zusagendste Beleuchtung an Baumstämmen finden, an welchen sie ausschliesslich das zumeist sehr stark abgeschwächte Vorderlicht geniessen. Dass auch lichtsuchende, aber starken Schatten vertragende Flechten, z. B. *Physcia parietina* L. an Baumstämmen vorkommen können, ist nunmehr selbstverständlich. Während aber diese lichtsuchenden Flechten an hellen Standorten Apothecien bilden, sind sie an dunklen Stellen nicht nur unfähig, Früchte zu erzeugen, sie tragen auch sonst einen stark reducirten Charakter an sich.

Im tropischen Gebiete fand ich Flechten an dem Hinterlichte ausgesetzten Luftwurzeln der Waringinbäume noch bei $L = {}^1/_{250}$ [I (max) $= 0 \cdot 005 - 0 \cdot 006$].

Parmelia saxatilis L. und *Pertusaria amara* Ach. beobachtete ich an Baumstämmen zwischen $L = {}^1/_3 - {}^1/_{56}$, erstere schien am besten zwischen ${}^1/_8 - {}^1/_{17}$, letztere zwischen ${}^1/_{11}$ bis ${}^1/_{21}$ zu gedeihen. In sehr hellem Vorderlichte habe ich weder diese beiden Flechten, noch *Physcia ciliaris* L. beobachtet.

Die verbreitete Angabe, dass die Flechten an die Nordseiten der Stämme gebunden seien, kann ich nicht bestätigen.[1] Häufig wird man wohl an den Stämmen unserer Bäume an jener Seite, welche von dem herrschenden Winde bestrichen sind, eine starke Flechtenansiedlung finden. Von dieser Seite her erfolgt die reichlichste Aussaat der Flechten, und wenn sie an dieser Seite günstige Vegetationsbedingungen finden, so werden sie sich hier am üppigsten entwickeln. Der Stamm empfängt aber Flechtensporen und Soredien, wenn auch im verminderten Masse, von allen übrigen Seiten, und es werden dann die Flechten sich überall ansiedeln, wo sie die Bedingungen für ihre Existenz finden und dort am reichlichsten auftreten, wo diese Bedingungen am vollkommensten erfüllt sind. Die lichtsuchenden Flechten werden an den hellsten, die lichtscheuen

[1] Die Moose, welche mehr Feuchtigkeit als die Flechten verlangen, siedeln sich an jenen Stellen der Baumstämme an, welche sich am längsten feucht erhalten, und kommen deshalb so häufig an den Nordseiten der Stämme vor. Auch manche Flechten scheinen aus demselben Grunde die Nordseiten zu bevorzugen.

an den dunkelsten Stammseiten sich am reichlichsten entwickeln. Die Orientirung der Helligkeit an den verschiedenen Seiten des Stammes ist nur an freistehenden Bäumen von der Weltgegend abhängig, sonst aber nicht. Denn ein am nördlichen Waldrand stehender Baumschaft empfängt von Norden mehr Licht als von Süden, ein mitten im dichten Waldschluss stehender Baum empfängt von allen Seiten her annähernd gleich starkes — oder richtiger gesagt in gleichem Masse geschwächtes — Licht u. s. w.

Am Südrande des Waldes, wo L für den Baumschaft sich über $^1/_2$ erheben kann (ich habe an solchen Schäften im Juni I bis auf 0·8 steigen sehen), fehlen alle lichtscheuen Flechten, während daselbst *Physcia parietina* sehr gut fortkommt. *Parmelia caperata* L. habe ich an derart situirten Schäften oft beobachtet. Die lichtscheuen Flechten finden sich hier an der Nordseite des Stammes. Umgekehrt können an einem am Nordrande des Waldes stehenden Baume die lichtscheuen Flechten an der Südseite und die lichtsuchenden an der Nordseite des Stammes auftreten.

Im Waldschlusse ist bis zu einer bestimmten Tiefe die Wetterseite das für die reichste Ansiedelung von Flechten ausschlaggebende Moment. Noch tiefer in den geschlossenen Wald hinein, wo das Vorderlicht der Stämme bis auf $^1/_{200}$—$^1/_{300}$ [im Hochsommer ist dann I (max) = 0·005—0·008] reicht, kommt an derartig situirten Baumstämmen nur mehr ein Soredienanflug vor, während ich in den Tropen bei I (max) = 0·005—0·006 noch sterile Thallusformen gesehen habe.

24. Tropische Orchideen. Im Jänner 1894 habe ich im Orchideenquartier des botanischen Gartens in Buitenzorg zahlreiche Lichtbestimmungen vorgenommen.

Die dort cultivirten epiphytischen Orchideen sind auf den Stämmen von *Plumiera*-Arten (Apocyneen) cultivirt und werden von dem Laube hochstämmiger Kadongdongs (*Evia acida* DC., Spondiaceen) überschattet.

Die Helligkeit des im Orchideenquartier herrschenden diffusen Oberlichtes betrug durchschnittlich $^1/_{10\cdot 8}$ des gesammten Tageslichtes [I (max) = 0·013], das diffuse Vorderlicht an den Stämmen der *Plumiera*-Bäume durchschnittlich $^1/_{60}$—$^1/_{65}$ des

gesammten Tageslichtes [I (max) $= 0 \cdot 025 - 0 \cdot 023$), das Hinterlicht $^1/_{82}$—$^1/_{91}$ [I (max) $= 0 \cdot 018 — 0 \cdot 016$]. Bei Sonnenbeleuchtung steigerte sich die Intensität des einstrahlenden Oberlichtes derart, dass dasselbe $^1/_{4 \cdot 7}$—$^1/_{7 \cdot 7}$ des gesammten Tageslichtes betrug [I (max) $= 0 \cdot 319 — 0 \cdot 194$].

Folgende Orchideen fand ich daselbst blühend und in guter Entwicklung vor: *Agrostophyllum javanicum* Bl., *Eria ornata* Lindl., *Spathoglossis plicata* Bl., *Thelasis carinata* Bl. Für die genannten Orchideen scheinen die daselbst herrschenden Lichtintensitäten auszureichen. Hingegen dürften folgende daselbst beobachteten Orchideen, nach ihrem Aussehen zu urtheilen, nicht mehr die für sie erforderlichen Lichtintensitäten gefunden haben: *Thelasis elongata* Bl., *Dendrobium acuminatissimum* Lindl., *Coelogyne Rochussenii* T. et B., *C. Lowei* Pont., *C. macrophylla* Pont., *Vanda tricolor* Lindl. und *Oncidium ampliatum* Lindl.

Alle diese Orchideen sind nach der Art der Ausbreitung ihrer Organe vor Allem auf das Oberlicht angewiesen. Dass das im Orchideenquartier herrschende, so ausserordentlich geschwächte Vorder- (und Hinter-) Licht für die Entwicklung der Orchidee: *Taeniophyllum Zollingerii* Reichenb. fil. nicht ausreicht, geht aus der Thatsache hervor, dass diese in Buitenzorg überall an den Schäften der Bäume platt auf der Rinde wie eine Flechte sich ausbreitende und desshalb gänzlich auf Vorderlicht angewiesene Orchidee in dem genannten Gartenbezirke fehlt.

Die grünen Vegetationsorgane dieser Orchideen bestehen bekanntlich aus Wurzeln, welche Träger des Chlorophylls sind, mithin als Assimilationsorgane fungiren.[1] Der Stamm ist ausserordentlich verkürzt und trägt die kleine Blüthe und später die nicht minder unansehnliche Frucht. Die parallel zur Stammoberfläche plattgedrückten Wurzeln breiten sich auf der Stammfläche etwa radienförmig aus und erreichen die Länge von mehreren Centimetern.

---

[1] Über die Kohlensäureassimilation durch Luftwurzeln der Orchideen (speciell bei *Angrecum funale*) siehe Pfitzer, Grundzüge einer vergleichenden Morphologie der Orchideen, Heidelberg 1882, S. 20. — Über die Lebensverhältnisse des *Taeniophyllum Zollingerii*, siehe Göbel, pflanzenbiologische Schilderungen I, S. 193 ff.

Zahlreiche Intensitätsbestimmungen, welche ich bezüglich des wirksamen auf *Taeniophyllum* einfallenden Lichtes zwischen dem 10. December 1893 und 3. Februar 1894 angestellt habe, lieferten folgende Ergebnisse:

	L	I (max)	I (med)
Grenzen der Entwicklung	$^1/_3$—$^1/_{32}$	0·533—0·050	0·166—0·015
Üppigste Entwicklung	$^1/_7$—$^1/_9$[1]	0·228—0·177	0·071—0·055
Verkümmerung in Folge zu geringer Lichtintensität	$^1/_{32}$	0·050	0·015
Verkümmerung in Folge zu hoher Lichtintensität	$^1/_2$—$^1/_3$	0·811—0·533	0·251—0·166
Blüthen wurden beobachtet	$^1/_5$—$^1/_8$[1]	0·320—0·205	0·101—0·062

25. Einige andere tropische Epiphyten und Schattenpflanzen. Während *Taeniophyllum* im Orchideenquartier aus Lichtmangel fehlte, war das daselbst auftretende Licht ausreichend für den auf Java gemeinen epiphytischen Farn *Acrostichum spicatum* L. Nach den daselbst und an anderen Orten angestellten Lichtmessungen kommt dieser Farn noch bei $L = {}^1/_{22}$ [I (max) = 0·073] vor; allein bei $L = {}^1/_{12}$ bis $^1/_{22}$ [I (max) = 0·133—0·073] bringt dieser Farn keine Sporen mehr hervor. Bei $L = {}^1/_{10}$ [I (max) = 0·160] gedeiht derselbe sehr gut.

Ich habe oftmals an den Lichtseiten dicker, stark beschatteter Baumstämme *Taeniophyllum* neben *Acrostichum* gesehen; hingegen fehlte nicht selten an den Schattenseiten dieser Bäume das erstere, während das letztere, oft noch in sporenerzeugenden Individuen, auftrat. Dies brachte mich anfangs auf die Vermuthung, dass erstere Pflanze lichtbedürftiger als letztere sei. Eine genauere Untersuchung lehrte aber, dass sich die Sache gerade umgekehrt verhält. Wie schon oben bemerkt wurde, ist *Taeniophyllum* auf das Vorderlicht angewiesen. Hingegen benöthigt *Acrostichum*, auch wenn es an Baumstämmen auftritt, hauptsächlich Oberlicht. Prüft man nun an Ort und Stelle die Stärke des Ober- und Vorderlichtes, so ergibt sich in allen jenen Fällen, wo an den Lichtseiten der Stämme *Taeniophyllum* neben *Acrostichum* auftritt, an den Schattenseiten hingegen das erstere fehlt, dass das Oberlicht

[1] Die üppigsten Exemplare, die ich beobachtete, waren blüthenlos.

stärker als das Vorderlicht ist, und dass das letztere weniger als $^1/_{32}$ des allgemeinen Tageslichtes beträgt. Wo gut entwickelte, wenn auch nicht fructificirende Exemplare von *Acrostichum spicatum* vorkommen, besitzt das Oberlicht zum mindesten den zweiundzwanzigsten Theil des gesammten Tageslichtes.

Zu den gemeinsten Epiphyten Javas gehört der Farn *Drymoglossum numulariaefolium* Mett. Für denselben wurde gefunden $L = {}^1/_{4\cdot 1} - {}^1/_{10\cdot 8}$ [I (max) $= 0\cdot 363 - 0\cdot 138$]. Am kräftigsten entwickelt sich derselbe bei $L = {}^1/_{7\cdot 7} - {}^1/_{8\cdot 8}$ [I (max) $=$ $= 0\cdot 193 - 0\cdot 169$]. Bei $L = {}^1/_4 - {}^1/_5$ [I (max) $= 0\cdot 400 - 0\cdot 320$] bleiben sowohl die Laub-, als die Fruchtblätter klein und waren schon grün-gelblich gefärbt. Bei $L = {}^1/_4$ hatten die Laubblätter eine Länge von 10—12 *mm*, die Fruchtblätter von 14—17 *mm*; bei $^1/_8$ die ersteren eine Länge von 18—20 *mm*, die letzteren von 48—68 *mm*.[1] Bei $L = {}^1/_{10}$ [I (max) $= 0\cdot 16$] und darunter nimmt die Blattgrösse wieder ab.[2]

Der vielgenannte charakteristische Farn *Asplenium Nidus* kommt gewöhnlich am Stamme der Bäume im tiefen Schatten vor. Doch lehren die photometrischen Untersuchungen, dass derselbe sich auch höheren Lichtintensitäten anzupassen vermag. Ich constatirte für denselben $L = {}^1/_4 - {}^1/_{38}$ [I (max) $=$ $= 0\cdot 4 - 0\cdot 042$]. Thatsächlich findet sich diese Farn manchmal hoch oben in der Laubkrone der Bäume; schon der blosse Anblick lässt da eine verhältnissmässig hohe Lichtstärke vermuthen. Am häufigsten fand ich denselben bei $L = {}^1/_8 - {}^1/_{14}$ [I (max) $= 0\cdot 198 - 0\cdot 113$], und zwar stets in gut entwickeltem Zustande.

Im tiefen Schatten der Waringin-Allee in Buitenzorg beobachtete ich constant zwei Caladien, ferner den Farn *Helminthostachys ceylanica* Presl. An vorübergehend besonnten Stellen der Warringin-Allee sah ich häufig *Leucas linifolia* Spreng.,

---

[1] Selbstverständlich wurden nur vollkommen ausgebildete Blätter gemessen. Die oben angegebenen Masse beziehen sich auf getrocknete Blätter. Die Exemplare, welche zur Messung dienen sollten, wurden als Herbarexemplare eingelegt und erst in Wien gemessen.

[2] Über die Beziehung der chemischen Lichtintensität zur Grösse des Blattes siehe Photometr. Unters., I, S. 330 ff.

eine einjährige Labiate. Die Lichtintensität im Schatten der Waringinbäume *(Ficus Benjamina)* beträgt $^1/_{11\cdot5}$ des gesammten Tageslichtes [I (max) = 0·138]. Die Intensität des einfallenden Sonnenlichtes betrug im Mittel $^1/_{3\cdot4}$ des gesammten Tageslichtes [I (max) = 0·446].

An den Vorderseiten der Stämme und mächtig entwickelten Luftwurzeln der Waringinbäume fand ich *Asplenium Nidus*, *Acrostichum spicatum* und *Drymoglossum numulariaefolium*. Die Hinterseiten der Stämme und Wurzeln waren frei von Epiphyten, nur ein spärlicher Flechtenanflug war an diesen Stellen zu sehen (siehe oben S. 646).

In Buitenzorg beobachtete ich eine im Boden wurzelnde kleine Rubiacee, nach gefälliger Bestimmung des Herrn Dr. Schiffner *Geophila reniformis* Don., welche unter allen von mir im Tropengebiete beobachteten krautigen nichtepiphytischer Dicotylen am tiefsten in den Schatten dringt. Blühend fand ich sie noch bei $L = {}^1/_{61}$ [I (max) = 0·026; I (med) = 0·011]. Blüthenlos geht sie beinahe so tief wie das oben genannte Gras *Orthopogon Burmannii* in den Schatten.

Viertes Capitel.

Der Lichtgenuss der Bäume und Sträucher der gemässigten Zone.

Es ist bei einiger Überlegung eigentlich selbstverständlich, dass jedes Holzgewächs, Baum oder Strauch, ob es auf völlig freiem Standort erwächst oder ob es von grösseren Holzgewächsen überschattet wird, im jugendlichem Zustande mehr Licht geniesst als in den späteren Stadien der Belaubung. Es vermindert sich mit fortschreitender Entwicklung der durchschnittliche Lichtgenuss. Diese Lichtverminderung schreitet aber nur bis zu einer bestimmten Grenze vor, und es wird endlich, nach Erreichung eines Lichtminimums der durchschnittliche Lichtgenuss stationär.

Diese Thatsache ist mir zuerst bei den in den Tropen ausgeführten Lichtmessungen entgegengetreten. Ich habe mehrere *Ficus*-Arten (*F. elastica, bengalesis* und *benjamina*) auf ihren

Lichtgenuss geprüft und war erstaunt, zu finden, dass Bäume von den riesigsten Dimensionen nur wenig oder gar nicht von Bäumen mittlerer Grösse und selbst von noch jungen Bäumen im Lichtgenuss abweichen. Nicht im Entferntesten nimmt der Lichtgenuss in dem Verhältniss ab, in welchem der Baum seine Laubkrone entwickelt; es ist vielmehr im grossen Ganzen der Lichtgenuss einer Baumart, von einem bestimmten Ausbildungszustande an, constant, indem das durchschnittliche Innenlicht einen bestimmten Intensitätswerth nicht unterschreitet.

Selbstverständlich ergeben sich in dieser Beziehung nicht nur mehr minder weit gehende individuelle Schwankungen, sondern es zeigt sich auch rücksichtlich des Lichtgenusses eine gewisse typische Variation der Baum- und Straucharten. Eine Hängefichte, deren Blätter hauptsächlich auf Vorderlicht angewiesen sind, wird voraussichtlich andere Lichtverhältnisse als eine gewöhnliche Fichte, deren Blätter hauptsächlich Oberlicht geniessen, darbieten. Auch gibt es nach dem Lichtbedürfniss mancherlei Culturformen von Bäumen. Die in bestem Gartenboden freistehend cultivirten Buchen, Rosskastanien und andere Bäume zeichnen sich durch ungemeine Tiefe ihres Schattens aus. Solche Bäume haben oft schon eine beträchtliche Höhe und beginnen kaum den Hauptstamm zu reinigen. Die unteren Äste solcher Rosskastanien hängen oft schon bis zum Boden hinab und sperren den Eintritt des Lichtes. In solchen Bäumen sinkt das innere Licht auf ein tieferes Minimum als es sonst bei diesen Bäumen der Fall ist.

Wie dem auch im Einzelnen sei: jedes Baumindividuum setzt sich von einer bestimmten Zeit seines Lebens auf ein bestimmtes Lichtminimum, indem seine älteren Organe in dem Masse absterben oder sich in ihrer Entwicklung einschränken, in welchen der Baum neue Organe erzeugt.[1] Bei immergrünnen Bäumen dauert dieser Zustand, von einer bestimmten Entwick-

[1] Es soll, um Missverständnissen vorzubeugen, hier angemerkt werden, dass dieses Lichtminimum so lange stationär bleibt, als der Baum in gesundem Zustande sich befindet. Erkrankt er oder verdorren Gipfeltriebe und andere grosse Äste, was an alternden Bäumen häufig zu beobachten ist, so tritt wieder ein stärkeres Licht in die Krone ein. Ich komme indess auf diesen Gegenstand später noch zurück.

lungsgrösse an, zeitlebens, bei sommergrünen wird dieser Zustand, von einer bestimmten Entwicklungsgrösse an, alljährlich erreicht.

In welcher Weise das Licht und andere Factoren in den Lebensprocess eingreifen, um diesen stationären Lichtzustand herbeizuführen, wird in einem späteren Capitel auseinandergesetzt werden.

Hier möchte ich nur, bevor ich die Werthe über den Lichtgenuss der verschiedenen von mir in unserem, im subtropischen und im tropischen Vegetationsgebiete untersuchten Bäume und Sträucher vorführe, folgende von mir constatirte Thatsachen kurz zusammenfassen:

1. Die Lichtintensität in der Krone armlaubiger Bäume (z. B. der sogenannten »Schattenbäume« der Tropen; siehe unten bei *Albizzia moluccana* etc.) geht nahezu parallel mit der Intensität des gesammten Tageslichtes; denn bei welcher Intensität des äusseren Lichtes man das in der Krone herrschende Licht prüfen mag, immer erhält man angenähert dasselbe Verhältniss.

2. Unbelaubte und im Beginne der Belaubung sich befindende reichbelaubte Holzgewächse verhalten sich in der gleichen Weise.

3. Mit zunehmender Belaubung solcher Holzgewächse sinkt die Lichtintensität, welcher die inneren Laubmassen ausgesetzt sind. Das Verhältniss der innerhalb der Baumkrone herrschenden Lichtintensität zur Intensität des gesammten Tageslichtes ist nicht mehr constant.

4. Holzgewächse, deren Blätter bei Annahme der fixen Lichtlage sich nach dem Oberlichte richten, also vorwiegend die horizontale Lage einnehmen (die Mehrzahl der dichtbelaubten Bäume und viele als Unterholz auftretende Sträucher) weisen im Vergleiche zum gesammten Tageslichte ein Mittagsminimum auf, d. h. der Werth von L erreicht Mittags oder, allgemein gesagt, zur Zeit, wenn das äussere Licht das Maximum seiner Intensität erreicht, sein Minimum.

5. Holzgewächse, deren Blätter dem intensivsten Lichte ausweichen (z. B. *Robinia Pseudoacacia*, deren

Blätter die Tendenz haben, sich parallel zu den Strahlen des Lichtes bei hohem Sonnenstande zu stellen), können im Vergleiche zum gesammten Tageslichte ein Mittagsmaximum erreichen, es kann also L Mittags oder überhaupt zur Zeit der stärksten täglichen Sonnenbestrahlung auf den höchsten Werth steigen.

6. Armlaubige Holzgewächse, welche einen Theil ihrer Blätter nach dem Vorderlichte, den anderen nach dem Oberlichte orientiren, weisen zwei Maxima des inneren Lichtes im Laufe eines Tages auf; das eine fällt in die Vormittags-, das andere in die Nachmittagsstunden. Abgeschwächt treten diese Maxima auch bei dichter belaubten Holzgewächsen ein.

7. Die Lichtstärke des inneren Baumlichtes weist also stets eine Tagesperiode auf, welche aber, wie die (unter 1., 4., 5., 6.) vorgeführten Typen lehren, einen sehr verschiedenen Verlauf nimmt.

8. In Gebieten, in welchen eine ausgesprochene Vegetationsperiode herrscht, wie bei uns, ist im Gange der Intensität des inneren Baumlichtes auch eine Jahresperiode nachweislich, welche bei den sommergrünen Gewächsen nicht nur durch den Laubwechsel, beziehungsweise durch den in der Entwicklung begründeten Grad der Belaubung gegeben ist, sondern bei den vollbelaubten Gewächsen sich auch darin ausspricht, dass das Jahresminimum von L in die Zeit des höchsten Sonnenstandes fällt.

9. Im Allgemeinen ist also die Intensität des in der Baumkrone herrschenden Lichtes im Vergleiche zum gesammten Tageslichte desto geringer, je grösser die Stärke des äusseren Lichtes ist.

Diese Sätze stützen sich auf ein grossartiges Beobachtungsmaterial, welches ich, vielfach von Herrn Dr. Linsbauer unterstützt, im Laufe der letzten drei Jahre gesammelt habe.

Die nachfolgenden Daten haben den Zweck, den Lichtgenuss mehrerer Baum- und Straucharten unseres Vegetationsgebietes übersichtlich vorzuführen. Die unsere Holzgewächse betreffenden Lichtmessungen gehen allerdings durch die ganze

Vegetationsperiode. Da aber für den Lichtgenuss die Minima von L besonders charakteristisch sind, so habe ich für die zunächst folgende Zusammenstellung (1—20) die auf die Periode Mitte Mai bis Mitte Juli bezugnehmenden Zahlen ausgewählt. In dieser Zeit ändert sich der mittägliche Sonnenstand nur wenig (62° 0′—65° 30′), so dass die Minima von L sich nur in geringem Grade ändern, während in dem vorhergehenden und folgenden Theile der Vegetationsperiode der mittägliche Sonnenstand bis auf 31° hinabgeht und schon aus diesem Grunde eine grössere Veränderlichkeit in den Werthen von L, selbst bei einem und demselben Baumindividuum, sich einstellt.

Die mitgetheilten Daten erheben nicht den Anspruch auf Allgemeingiltigkeit, schon deshalb nicht, weil sich dieselben bloss auf die Vegetation von Wien beziehen, und es wohl nach den oben angeführten Sätzen keinem Zweifel unterliegen dürfte, dass sich bei weitverbreiteten Baumarten je nach Seehöhe und geographischer Breite Unterschiede auch im Lichtgenusse ergeben werden.

Es ist ja eigentlich, schon nach den bisher gewonnenen Erfahrungen, anzunehmen, dass die Werthe für den factischen Lichtgenuss aller Gewächse von grösserer Verbreitung sich nach der geographischen Breite und nach der Seehöhe in dem Sinne ändern müssen, dass wenigstens im grossen Ganzen mit der Zunahme der geographischen Breite und Seehöhe der Antheil wächst, den die Pflanze vom Gesammtlichte empfängt. Aber nicht nur der relative, sondern auch der absolute Lichtgenuss steht, wie ich weiter unten zeigen werde, in Beziehung zu dem Erdpunkte, auf welchem die Pflanze sich befindet.

Wie dem übrigens auch sei, immerhin werden die bezüglich des Lichtgenusses der Holzgewächse erhaltenen Zahlen ein viel besseres Bild des Verhältnisses der Bäume und Sträucher zum Lichte entwerfen als die bisherigen Angaben über den Lichtbedarf der Bäume und Sträucher, und werden, wie ich hoffe, den Ausgangspunkt für derartige in physiologischer, pflanzengeographischer, forstbotanischer und gärtnerischer Beziehung so wichtigen Untersuchungen bilden.

In Bezug auf die Bestimmung des inneren Lichtes der Baumkrone habe ich noch Folgendes anzuführen. Man kann das innere diffuse Licht, das innere (directe) Sonnenlicht und das gemischte innere Licht bestimmen. Wie diese Lichtstärken zu bestimmen sind, ist aus den früheren diesbezüglichen Angaben zu ersehen. Der höchste Werth von L wird wohl bei allen Holzgewächsen oder doch bei der überwiegenden Mehrzahl der Bäume und Sträucher nahezu $= 1$ sein.[1]

Von grösster Wichtigkeit ist die Kenntniss des jeweiligen (mittäglichen) Minimums des diffusen, innerhalb der Baumkrone herrschenden Lichtes, L (min). Denn gerade dieses Lichtintensitätsverhältniss ist für das betreffende Holzgewächs besonders charakteristisch.

Zur Ermittlung dieses Minimums ist grosse Aufmerksamkeit erforderlich. Es ist vor Allem nöthig, dass bei der Bestimmung dieses Werthes das freie Tageslicht ausgeschlossen ist. Befindet man sich z. B. am Schafte einer hohen, freistehenden, schattenreichen Buche, so wird man behufs Feststellung der inneren Lichtstärke dieses Baumes einen Standpunkt zu wählen haben, zu welchem freies Himmelslicht keinen Zutritt hat, denn sonst wird das Baumlicht noch durch Tageslicht verstärkt.[2] Am zweckmässigsten ist es, eine Stelle innerhalb der Krone zu wählen, an welcher die Fortbildung des Baumes eben erlischt, d. i. dort, wo der Hauptstamm oder ein Ast sich reinigt, nämlich aus Mangel an Licht die Seitensprosse abzusterben beginnen.

Ich gebe zunächst eine Zusammenstellung der geringsten, Mittags (Wien, Mitte Mai bis Mitte Juli) sich einstellenden inneren

---

[1] Hempel und Wilhelm haben in ihrem vortrefflichen Werke: Die Bäume und Sträucher des Waldes, Wien 1889, S. 21, dieses Verhältniss rücksichtlich der europäischen Holzgewächse folgendermassen ausgedrückt: »Auch die am meisten schattenertragenden Holzarten lassen sich im Forstgarten unter voller Lichtwirkung erziehen. Von an und für sich schattenbedürftigen Bäumen wird man also kaum sprechen können, wohl aber von mehr schattenertragenden Holzarten und minder schattenertragenden.«

[2] Die Vegetation, welche im Schatten einer solchen Buche steht, befindet sich also keineswegs in dem charakteristischen Schattenlicht der Buche, sondern in einem Lichte höherer Intensität. Anders ist es im geschlossenen Buchenbestande, wo von einem bestimmten Zeitpunkte angefangen ein charakteristisches Lichtminimum herrscht.

Lichtintensität einiger Holzgewächse, ausgedrückt durch das Verhältniss zur Intensität des gesammten Tageslichtes.

	L (min)	I (max)	
1. *Buxus sempervirens*	$^1/_{108}$?[1]	0·012	
2. *Fagus silvatica*	$^1/_{85}$?	0·015	Freistehender Baum, Gartenform.[2]
3. *Aesculus hippocastanum* ..	$^1/_{83}$?	0·015	Freistehender Baum, Gartenform.
4. *Fagus silvatica*	$^1/_{60}$	0·021	Geschlossener Bestand.
5. *Aesculus hippocastanum* ..	$^1/_{57}$	0·023	Geschlossener Bestand.
6. *Acer platanoides*	$^1/_{55}$	0·023	Geschlossener Bestand.
7. *Acer campestre*	$^1/_{43}$	0·030	Freistehender Baum.
8. *A. Negundo*	$^1/_{28}$	0·046	Geschlossener Bestand.
9. *Quercus pedunculata*	$^1/_{26}$	0·050	» »
10. *Ailanthus glandulosa*	$^1/_{22}$	0·063	Freistehender Baum.
11. *Thuya occidentalis*	$^1/_{20}$	0·070[3]	» »
12. *Populus alba*	$^1/_{15}$	0·086	» »
13. *P. nigra*	$^1/_{11}$	0·118	» »
14. *Pinus Laricio*	$^1/_{11}$	0·118	Gruppe von fünf, etwa in einem Kreise stehenden Bäumen, welche einen sechsten umgeben. Dieser mittlere Baum war (in Folge mangelhafter Beleuchtung) hoch hinauf astlos geworden. Die peripher gestellten waren nur an den Lichtseiten tief hinab beastet. Diese Föhrengruppe bringt das Lichtbedürfniss dieser Baumart klar zum Ausdruck.[4]
15. *Betula alba*	$^1/_9$	0·144	Üppig entwickelter Gartenbaum.
16. *Liriodendron tulipifera* ...	$^1/_{7\cdot5}$	0·186	Einzeln stehender Gartenbaum.
17. *Salisburya adiantifolia*....	$^1/_7$	0·190	Freistehender Baum.
18. *Populus monilifera*	$^1/_6$	0·216	Baumgruppe.
19. *Fraxinus excelsior*	$^1/_{5\cdot8}$	0·224	Baumgruppe, ähnlich wie bei *Pinus Laricio*.
20. *Larix decidua*[5]	$^1/_5$	0·260	Freistehender Gartenbaum.

---

[1] Siehe oben S. 616.

[2] Bei 1—3 am Boden (im vollen Schatten des Baumes) keine Vegetation.

[3] *Thuya* fand ich bezüglich des Mittagsminimums sehr veränderlich, was sich dadurch erklärt, dass es seine Zweige sehr verschieden, nämlich nach dem Vorderlichte, oder nach dem Oberlichte (selten), oder endlich, und zwar oft nach einem schief von oben einfallenden Lichte, orientirt. Stets stehen die Zweige senkrecht auf das stärkste diffuse Licht des Standortes.

[4] Ähnlich so verhalten sich alle lichtbedürftigen Bäume, welche häufig bei geringer Intensität des Hinterlichtes nur eine halbe Laubkrone ausbilden.

[5] Mitte August beobachtete ich in der Umgebung von Kirchdorf (Oberösterreich) in einer Höhe von circa 800 *m* an Larix L (min) = $^1/_{6\cdot5}$, I (max) = = 0·255.

	L (min)	I (max)	
21. *Corylus Avellana*	$^1/_3$[1]	0·433	Strauch zur Blüthezeit.
22. *Prunus spinosa*..........	$^1/_{1\cdot 3}$	0·722	Reich blühend, noch gänzlich unbelaubt.
23. » »	$^1/_3$	0·433	Arm- und kleinblüthig, während des Blühens sich belaubend.

Es mögen hier einige Bemerkungen über den Lichtgenuss des Unterholzes unserer Wälder Platz finden.

Jedes Holzgewächs kann im Walde als Unterholz auftreten, wenn nur sein Lichtbedürfniss geringer ist als das der überschattenden Bäume. Ist das Lichtbedürfniss des Unterholzes im jungen Walde aber grösser, so stirbt dasselbe desto früher ab, je mehr die Bäume sich entwickeln und je früher sie ihre volle Schattenstärke erreichen.

Es kann ferner jedes auf geringe Lichtstärke gestimmte Holzgewächs im Schatten, also auch im Waldesschatten, fortkommen, wenn sein eigenes Lichtminimum kleiner ist als die Lichtintensität des Tagesschattens, in welchem das betreffende Gewächs zu leben genöthigt ist.

Es werden deshalb Buche, Rosskastanie, Ahorne etc. starkes Schattenlicht vertragen, mithin als Unterholz so lange fortkommen können, bis die Überschattung ihr eigenes Minimum unterschreitet. In dem Masse als das ihnen von aussen, sei es im Walde oder an einem anderen Standorte, zukommende Licht geringer wird, werden sie selbst in ihrer Laubentfaltung gehindert sein, und eine desto kleinere Masse selbsterzeugtes Laub wird genügen, um sie auf ihr Lichtminimum zu bringen.

Schliesslich reducirt das Unterholz sein Laub so sehr, dass kein einziges Blatt des betreffenden Strauches mehr im Schatten des eigenen Laubes steht.

Es kommt diese grösste Ausnützung des Aussenlichtes gewöhnlich dadurch zu Stande, dass die Blätter des ganzen Strauches die Tendenz haben, sich in einer Ebene auszubreiten. Diese Ebene steht senkrecht auf der Richtung des stärksten diffusen Lichtes des Standortes und ist im Waldesschluss in

[1] Die unter 21—23 angeführten Beobachtungen wurden im April und Mai angestellt und nur des Vergleiches halber der obigen Reihe angeführt.

der Regel die horizontale. Man kann diese Erscheinung an zahlreichen als Unterholz auftretenden Gewächsen, z. B. an *Fagus, Ulmus, Evonymus verrucosus* etc. in unseren Wäldern beobachten. Eine weitere Unterschreitung der solchen Holzgewächsen im Walde dargebotenen Lichtmenge führt zu ihrem Absterben.

Im Schatten von *Carpinus betulus* bei L (min) $= {}^1/_{58}$ fand ich folgende Gewächse noch als Unterholz vor: *Fagus silvatica Carpinus Betulus, Acer campestre, Ulmus campestris, Cornus sanguinea*, welche alle noch wohlerhalten aussahen; hingegen unter gleichen Lichtverhältnissen im Absterben begriffen: *Sambucus nigra, Evonymus europaeus* und *E. verrucosus.*

Die im Waldesschatten auftretenden kraut- und staudenartigen Gewächse empfangen zur Zeit vollkommener Belaubung der Waldbäume ein Aussenlicht, welches dem inneren Lichtminimum der Letzteren entspricht. Ob die betreffende Bodenvegetation unter jenen Verhältnissen aufwuchs, unter welchen man sie im belaubten Walde findet, erfordert aufmerksame Beobachtung. In der Regel wachsen die grünen Vegetationsorgane dieser Bodenpflanzen in einer Zeit auf, in welcher der Wald noch nicht oder noch unvollständig belaubt ist.

In diesen Fällen entwickeln sich häufig die grünen Vegetationsorgane bei einer anderen Lichtintensität als die Blüthen. Bei im Sommer blühenden Pflanzen ist dann die Intensität des Lichtes, bei welcher das Blühen vor sich geht, niederer als jene, bei welcher die grünen Vegetationsorgane sich ausbildeten. Bei im ersten Frühlinge blühenden Pflanzen, welche sich erst nach der Blüthe belauben, kommen hingegen die Laubblätter gewöhnlich bei einer niedrigeren Lichtstärke zur Ausbildung, als die Blüthen. So z. B. bei *Hepatica triloba*, wenn sie im Laubwalde steht, nicht aber wenn sie im Föhrenwalde vorkommt. Da das Blühen von der Lichtintensität unabhängiger ist als die Laubentwicklung, so wird der Standort solcher Pflanzen sich vor allem nach dem Lichtbedürfniss des Laubes richten (siehe oben S. 638).[1]

Aus den zahlreichen Beobachtungen über den Gang der inneren Lichtintensität im Vergleiche zum gesammten Tages-

[1] Über Beförderung der Blüthenbildung durch trockenen, sonnigen Standort, siehe Wiesner, Biologie, S. 61.

lichte hebe ich nur einige wenige besonders charakteristische heraus, deren Ergebnisse auf den dieser Abhandlung beigegebenen Tafeln graphisch dargestellt sind.

a) Birke *(Betula alba)*, hoher, relativ stark belaubter Gartenbaum. Die Beobachtungen wurden von Herrn Dr. Linsbauer ausgeführt, und zwar in der Zeit vom Beginne der Belaubung (16. April; die ersten Blättchen waren schon aus der Knospe hervorgetreten) bis nach vollendeter Belaubung (29. Mai).

Die Beobachtungen wurden täglich und bei verschiedenster Beleuchtung vorgenommen; an charakteristischen trüben und sonnigen Tagen wurden oftmals, den ganzen Tag hindurch, stündliche Messungen angestellt.

Es ergab sich, dass im Beginne der Belaubung die Intensität des inneren Lichtes der des äusseren (gesammten Tageslichtes) proportional ist. Mit Vervollkommnung der Belaubung tritt Vormittags und Nachmittags ein Maximum des Lichtgenusses ein (Ende Mai etwa um 8^h a. m., beziehungsweise 4^h p. m.), welche durch eine starke Depression von einander getrennt sind.

Der höchste Werth für L (max) zur Zeit vollkommener Belaubung wurde $= {}^1/_4$ gefunden, der häufigste ist ${}^1/_6$. Der kleinste Werth für L (min) ist ${}^1/_{14}$, der häufigste ${}^1/_9$.

Je klarer der Himmel und je höher der Sonnenstand ist, desto tiefer liegt das etwa Mittags eintretende Minimum. Die Maxima treten gleichfalls desto deutlicher auf, je klarer zur Beobachtungszeit der Himmel ist.

Im grossen Ganzen sinkt das zur Zeit der stärksten Beleuchtung sich einstellende Minimum vom Beginne bis zur Vollendung der Belaubung.

Eine ganztägige, am 29. Mai durchgeführte Beobachtung ist der Tafel 2 zu entnehmen. In dieser Tafel ist sowohl der Gang der äusseren Lichtintensität (gesammtes Tageslicht) als der Gang der innerhalb der Baumkrone herrschenden Lichtstärke ersichtlich gemacht, und sind in den Curven sowohl die Werthe für L als für I ausgedrückt.

Das Sinken des Minimums der inneren Lichtstärke vom Beginne bis zum Schlusse der Versuchsreihe ist folgender Tabelle zu entnehmen.

	Beobachtete Werthe von I		
	Gesammtes Tageslicht	Inneres Licht	L (min)
16. April	0·834	0·333	$^1/_{2\cdot5}$
30. »	0·839	0·254	$^1/_{3\cdot3}$
1. Mai	0·875	0·219	$^1/_4$
4. »	0·977	0·177	$^1/_{5\cdot5}$
13. »	1·200	0·171	$^1/_7$
14. »	1·122	0·142	$^1/_8$
27. »	1·155	0·129	$^1/_9$
29. »	1·200	0·109	$^1/_{11}$ [1]

b) Ailanthus glandulosa Desf. Freistehender, gut entwickelter Baum. Vor der Beleuchtung betrug $L = {}^1/_{1\cdot8}$, und es blieb im Laufe des Tages die Intensität des inneren Lichtes der des totalen Tageslichtes nahezu proportional. Die Belaubung begann am 12. Mai (1895). Die Blätter des endständigen Laubbüschels sind Anfangs aufgerichtet und lassen das Licht reichlich eintreten. In dieser Zeit hat das Innenlicht noch eine grosse Intensität und ändert sich im Laufe des Tages gleichfalls nur proportional der Intensität des gesammten Tageslichtes. Mit Annahme der fixen Lichtlage der Blätter sinkt rasch die Intensität des Innenlichtes, und es ändert sich im Laufe des Tages die innere Lichtintensität nicht mehr proportional der äusseren, indem zur Zeit der stärksten Insolation an klaren Tagen zwischen 11^h a. m. und 1^h p. m. ein Intensitätsminimum sich einstellt. Der Werth L (min) sinkt mit fortschreitender Belaubung constant und erreicht zur Zeit der vollendeten Belaubung den niedrigsten Werth.

Die täglichen, zur Zeit möglichst günstiger Beleuchtung vorgenommenen Messungen begannen am 14. Mai und wurden bis 15. Juni fortgesetzt, nachdem sich — bei gleichbleibendem Maximum der Intensität des äusseren Lichtes — ein stationäres Minimum eingestellt hatte. Am 8. Juni war die Belaubung zum Abschlusse gelangt. Ein weiteres Sinken von L (min) in Folge

[1] Im extremsten Falle, bei intensivster mittäglicher Sonnenbeleuchtung, sinkt das Minimum, wie bereits oben angegeben wurde, bis auf $^1/_{14}$.

des bis 21. Juni sich steigernden Sonnenstandes konnte nicht wahrgenommen werden, offenbar deshalb, weil der Unterschied im mittäglichen Sonnenstand zwischen dem 8. und 21. Juni nur ein sehr geringer ist, nämlich nur circa einen halben Grad (mittäglicher Sonnenstand am 8. Juni 64° 35′, am 21. Juni 65° 12′) beträgt. Dieser Unterschied ist nun so geringfügig, dass die aus der Erhöhung der Lichtintensität sich ergebende Verringerung des Minimums innerhalb der Fehlergrenze der angewendeten Methode zu liegen kömmt.

Das mittägliche Minimum L(min) fiel vom 14. Mai bis zum 31. Mai successive von $^1/_{2\cdot5}$ auf $^1/_{4\cdot2}$, sank dann rasch — bis 4. Juni — auf $^1/_{8\cdot3}$ und schliesslich bis $^1/_{18}$ [1] (8. Juni). Zwischen 14. und 31. Mai ging die innere Intensität des Baumlichtes der des äusseren Lichtes nahezu parallel, während von da ab das Mittagsminimum sich bemerklich machte. Aus der Tafel 3 ist der Gang der Intensität des Tageslichtes und der inneren Intensität (L und I) für zwei Beobachtungstage (22. Mai und 8. Juni) zu ersehen.

c) Robinia Pseudoacacia. Ich theile meine auf diesen Baum bezugnehmenden Beobachtungen mit, weil derselbe ein ausgezeichnetes Beispiel für jenen Typus ist, welcher durch die Variabilität seines Innenlichtes sich auszeichnet (siehe Taf. IV).

Wie jeder andere Baum, erreicht auch die Robinie in einem bestimmten Alter ein stationäres Innenlicht, welches so lange erhalten bleibt, als der Baum sich normal erhält. Wird er gipfeldürr oder verliert er sonst in Folge des Alters oder ungünstiger Verhältnisse grosse Äste, so nimmt er einen auffälligen krankhaften Habitus an und Hand in Hand damit geht wieder ein starker Lichteinfall, da der Baum nicht mehr die Fähigkeit der Lichtregulirung besitzt.

Insoferne verhält sich also *Robinia* wie jeder andere Baum. Dadurch unterscheidet er sich aber von vielen anderen Baumarten, dass die einzelnen Baumindividuen im Lichtgenusse sehr von einander abweichen. Es gibt armlaubige Bäume, bei

---

[1] Nach anderweitig angestellten Beobachtungen kann das Minimum von *Ailanthus glandulosa* bis auf $^1/_{22}$ sinken.

welchen $L = \frac{1}{4}$[1] und sehr dichtlaubige Bäume, bei welchen L (min) $= \frac{1}{27}$ beträgt. Die armlaubigen haben zudem ein mittägliches Maximum, welches nach dem Gang des gesammten Tageslichtes eine Verschiebung erfahren kann (siehe oben S. 631) und das umso deutlicher hervortritt, je grösser die Intensität des äusseren Lichtes ist. Die reichbelaubten Bäume weisen dieses Maximum nicht auf, sondern es ist im Verlaufe der Tagescurve der Intensität des inneren Baumlichtes entweder gar kein charakteristischer Punkt aufzufinden, oder es stellt sich, wie bei so vielen anderen Bäumen, ein mittägliches Minimum ein. Das Maximum erklärt sich aus dem Umstande, dass mit steigender Lichtintensität die Blättchen der Fiederblätter sich erheben und bei genügender Lichtintensität in die Richtung des einfallenden Lichtes kommen; die Blättchen stehen dann nahezu aufrecht und lassen das Zenithlicht in die Krone stark einstrahlen. An dicht belaubten Baumindividuen wird nur ein Theil des Laubes in der Peripherie der Krone in der genannten Weise orientirt; die anderen Blätter bleiben ausgebreitet und verwehren dem Zenithlicht den Zutritt. Von dem Verhältniss der aufgerichteten zu den ausgebreiteten Blättern wird der Gang der Intensitätscurve des Innenlichtes abhängen. Bleibt die Hauptmasse der Blätter eines dichtbelaubten Baumes ausgebreitet, so stellt sich das Minimum ein. Erhebt sich die Hauptmasse der Blättchen, so tritt ein Mittagsmaximum ein. In den Zwischenfällen kann sowohl das Maximum als das Minimum ausgelöscht sein.

Junge Robinien weisen, gleich den armlaubigen herangewachsenen, an sonnigen Tagen begreiflicher Weise stets ein Mittagsmaximum auf.

Auf der beigegebenen Tafel 4 ist der Gang des Innenlichtes zweier Robinien im Vergleiche zum gesammten Tageslichte dargestellt, von denen die eine dicht belaubt ist und Mittags ein Minimum der Lichtstärke aufweist, die andere laubarm ist, so dass zur Mittagszeit alle Blättchen der gefiederten Blätter aufgerichtet sind, in Folge dessen sich ein mittägliches Intensitätsmaximum einstellt.

---

[1] In diesem Falle gibt es kein mittägliches Lichtminimum, vielmehr ein Mittagsmaximum.

Fünftes Capitel.

Lichtgenuss einiger tropischer und subtropischer Holzgewächse.[1]

1. *Cocos nucifera* L. Anpflanzung in Tjikömöh. Schafthöhe 7 *m*, Kronendurchmesser 8 *m*. Die Bäume standen in aufeinander senkrechten Reihen in diagonalen Entfernungen von 7·5, beziehungsweise 12 *m*. Reicher Graswuchs am Boden. L (med) = $^1/_{4\cdot 3}$, Januar.[2]

2. *Elaeis guineensis* L. Anpflanzung in Tjikömöh. Höhe der Stämme 6 *m*, Kronendurchmesser 9 *m*. Die Bäume stehen in aufeinander senkrechten Reihen, in diagonalen Entfernungen von 7, beziehungsweise 14 *m*. Am Boden spärlicher Graswuchs und Moos. L (med) = $^1/_{13\cdot 5}$. Januar.

3. *Pandanus furcatus* Roob., 10—12 *m* hoch, reichlich belaubt. L (med) = $^1/_{2\cdot 57}$. December. I (max) = 0·555.

4. *Pandanus Lais* Krz. 6 *m* hoch, reich verzweigt, mit fast geschlossener Krone. L (med) = $^1/_{2\cdot 66}$. December. I (max) = 0·536.

5. *Dracaena concinna* Kunth. L (med) = $^1/_3$. December. I (max) = 0·476.

6. *Cordyline Rumphii* Hook. L (med) = $^1/_{15}$. December. I (max) = 0·095.

7. *Araucaria excelsa* Don. 10 *m*. L (med) = $^1/_{9\cdot 13}$. Januar.

---

[1] Wenn kein Standort angegeben ist, so bezieht sich die betreffende Beobachtung auf Buitenzorg und dessen Umgebung.

[2] Die Angaben über den Lichtgenuss von *Cocos* und der anderen monocotylen Bäume (2—6) beziehen sich nur auf das von denselben auf den Boden geworfene Schattenlicht, zu welchem sich begreiflicherweise auch noch Tageslicht mengte. Das in der Krone dieser Bäume herrschende Licht wurde nicht bestimmt, da solche hochgelegene Kronen im buchstäblichen Worte doch zu schwer zugänglich sind. Nach Vergleichen mit jungen Exemplaren von *Phönix*, deren mehrere Meter lange Fiederblätter noch den Boden berührten, zu urtheilen, ist das Licht zwischen den bedeckten Blättern der Krone ein ausserordentlich geringes, aber auch das zu den jüngeren Blättern tretende Licht ist wegen aufgerichteter Stellung der letzteren stark geschwächt. Die oben mitgetheilten Werthe sollen nur zeigen, in welch verschiedenem Grade das Licht jener Pflanzen abgeschwächt ist, welche in dem Schatten der genannten Bäume sich befinden.

8. *Urostigma (Ficus) benjamineum* Miq. Waringinbaum. Höhe des beobachteten Baumes 22 *m*, Kronendurchmesser 41 und 38 *m* nach gef. Messungen des Herrn Oberförsters S. H. Koorders. Im Schatten dieses Baumes wuchsen reichlich zwei Caladien, der Farn *Helmintostachys zeylanica* Prsl. trat in fructificirenden Exemplaren auf, stellenweise *Leucas linifolia* in blühenden Exemplaren. An den Lichtseiten der Luftwurzeln *Acrostichum spicatum* L., *Drymoglossum nummulariaefolium* Mett. und *Asplenium Nidus* L., an der Schattenseite nur Flechtenanflüge (siehe oben S. 42). L (med) $= {}^1/_{11\cdot5}$. December. I (max) $= 0\cdot129$; I (med) $= 0\cdot062$.

9. *Urostigma (Ficus) elasticum* Miq. Es wurden mehrere Bäume in Buitenzorg, ferner in Cairo untersucht, und es ergab sich, dass die Werthe von L (med) nur unerheblich von einander abwichen, nämlich ${}^1/_{10\cdot2}$—${}^1/_{12\cdot8}$ betragen. Höchst merkwürdig fand ich es, dass selbst Bäume von riesigen Dimensionen bezüglich der Intensität des mittleren Lichtes innerhalb der genannten Grenzen sich bewegten. Ein Baum, welcher nach den Messungen des Herrn Oberförsters Koorders in Buitenzorg einen Stammdurchmesser von 5·7 *m*, eine Höhe von 41 *m* besass und dessen elliptischer Kronenquerschnitt einen Durchmesser von 47, beziehungsweise 55 *m* aufwies, ergab auf Grund zahlreicher, im December 1893 und Januar 1894 vorgenommener Lichtmessungen für L (med) den Werth ${}^1/_{11}$. I (max) $= 0\cdot129$; I (med) $0\cdot062$.

10. *Albizzia Lebbek* Benth. Helouan in Ägypten, anfangs März 1894. L (med) $= {}^1/_{11}$, I (max) $= 0\cdot088$.

11. *Schinus terebinthifolius* Radd. Ebendaselbst zu derselben Zeit beobachtet. Die betreffenden Bäume waren noch (voll?) belaubt und waren zur Beobachtungszeit mit Früchten besetzt. L (med) $= {}^1/_5$—${}^1/_8$, I (max) $= 0\cdot177$—$0\cdot111$.

12. *Xanthophyllum vitellinum* Bl. Zwischen dem 10. und 20. December 1893 wurden zahlreiche photometrische Bestimmungen an einem Baume vorgenommen, welcher nach den Messungen des Herrn Koorders eine Höhe von 26·5 und bei elliptischer Querschnittsform der Krone einen Durchmesser von 18, beziehungsweise 21 *m* besass. L(med) $= {}^1/_{23}$, I(max) $= 0\cdot002$; L (min) $= {}^1/_{33}$, I (max) $= 0\cdot043$.

13. *Cynometra ramiflora* L. Die untersuchten Bäume hatten eine Höhe von 8—9 *m*. Ihr Schatten war der tiefste den ich, abgesehen von einer *Myristica* (siehe oben) und einem Palmendickichte, wo *L* (min) bis auf $^1/_{120}$ hinabging, in den Tropen überhaupt beobachtete. Im December wurde *L* (med) $= ^1/_{52}$, *I* (max) $= 0\cdot027$ und *L* (min) $= ^1/_{80}$, *I* (max) $= 0\cdot017$ beobachtet.

Die Axillarknospen dieses Baumes befinden sich bis auf die obersten in so tiefem Schatten, dass sie alsbald verkümmern. Nur die Terminalknospe, seltener auch noch eine oder die andere der obersten Axillarknospen, entwickelt in der ersten Hälfte des December (durch »Ausschütten«) einen hängenden Spross mit sehr spät bei circa *L* (med) $= ^1/_5$ ergrünenden Blättern. Diese Lichtintensität fällt mit dem Ergrünen der Blätter so rasch, dass in der Regel alle Knospen bis auf die obersten verkümmern.

14. *Amherstia nobilis* Wall., eine herrliche Papilionacee (Caesalpinee) aus Birmah, welche in Buitenzorg in zahlreichen Exemplaren gezogen wird. Ich habe diesen Baum desshalb genauen Lichtmessungen unterzogen, um zu erfahren, unter welchen Lichtverhältnissen die jungen, spät ergrünenden und die herangewachsenen ergrünten Blätter dieses Gewächses sich befinden.

Amherstia nobilis ist ein ausgezeichnetes Beispiel eines Baumes mit »ausschüttendem Laube«. Im December und Januar entwickeln sich aus den obersten Axillarknospen grosse herabhängende Blattbüschel, welche zum Theile in der Peripherie der Krone, zum Theile im Inneren der Laubkrone sich befinden. Diese Blätter sind beträchtlich geringeren Lichtintensitäten ausgesetzt als die bereits assimilirenden Laubblätter, was für sie höchst nützlich ist, damit sich in dem schwachen Lichte das Chlorophyll ungehindert entwickeln könne[1]. Diese jungen, vertical herabhängenden Blätter sind auf das relativ geschwächte Vorderlicht angewiesen, was für sie ebenso als Schutzmittel bei Entstehung des Chlorophylls anzusehen ist, als der Umstand,

---

[1] Über die Chlorophyllbildung bei tropischen Gewächsen, siehe Wiesner, Pflanzenphysiologische Mittheilungen aus Buitenzorg. II. Beobachtungen über Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls tropischer Pflanzen. Diese Berichte, Bd. 103, S. 22 ff.

dass jedes Blättchen des Fiederblattes zusammengelegt ist wie ein Papierbogen, wodurch das zum Palissadengewebe in die Blätter eindringende Licht eine weitere Schwächung erfährt. Jedes zusammengelegte Blatt öffnet sich in der Richtung von der Spitze zur Basis. Das anfänglich fast farblose unterseits röthlich angehauchte Blatt nimmt nach acht Tagen oberseits eine blass grünbräunliche Farbe an, hängt aber noch vertical hinab, und ist noch wenig turgescent; zwei Tage später nimmt es eine lichtgrüne Farbe an, gewinnt an Turgescenz und beginnt in diesem Zustande sich zu erheben. Das Blatt wächst, sich weiter erhebend, weiter und ist erst etwa ein Monat nach dem »Ausschütten« völlig ausgewachsen. Der zu den Lichtmessungen ausgewählte Baum hatte eine Höhe von 15 *m* und einen elliptischen Kronendurchmesser von 13, beziehungsweise 14 *m* und einen Stammdurchmesser von 64 *cm*.

Die Lichtmessungen wurden zwischen dem 10. December 1893 und dem 31. Januar 1894 vorgenommen, während welcher Zeit der Baum »ausschüttete«, reichlich mit altem Laube versehen war und blühte.

Am Grunde des Baumes fand sich reichlicher Graswuchs, besonders *Paspalum platycaule* Poir. und *Orthopogon Burmannii* R. Br., beide im blüthenlosen Zustande.

Das Vorderlicht, welches auf ausgeschüttetes Laub fiel, hatte in den der Peripherie der Krone am meisten genäherten Büscheln eine durchschnittliche Intensität von $^1/_{5\cdot 8}$, I (max) $= 0\cdot 246$; im Inneren der Krone sank die Stärke des Vorderlichtes bis auf $^1/_{13}$, I (max) $= 0\cdot 110$. Das auf die Blattbüschel von rückwärts einfallende Vorderlicht sank bis auf $^1/_{28}$. I (max) $= 0\cdot 051$. Die jüngeren, im Inneren der Büschel befindlichen Blätter waren einer so geringen Lichtstärke ausgesetzt, dass sich dieselbe nach meiner Methode nicht mehr bestimmen liess.

Die vom Büschel sich abhebenden Blätter sind gleich dem ausgewachsenen Laube hauptsächlich auf das Oberlicht angewiesen, unter dessen Einfluss das Blatt vollkommen ergrünt. Das diffuse (Ober-) Licht der Krone hat eine Lichtstärke von $^1/_{15}$—$^1/_{20}$; das Sonnenlicht der Krone ist auf $^1/_3$—$^1/_4$ abgeschwächt. L (med) $= {}^1/_{17}$, I (max) $= 0\cdot 083$. L (min) $= {}^1/_{20}$, I (max) $= 0\cdot 071$.

Schliesslich seien noch die Beobachtungen, welche ich über den

Lichtgenuss der sogenannten Schattenbäume

anstellte, hier in Kürze wiedergegeben.

15. *Albizzia moluccana* Miq. Dieser Baum hat für die Caffee- Cacao- und andere tropische Culturen eine hohe Wichtigkeit, da er als Schattenbaum zum Schutze der betreffenden Anpflanzungen benützt wird[1]. Im Monate December 1893 führte ich in Buitenzorg, und zwar zu den verschiedensten Tageszeiten zahlreiche Messungen über die im Kronenschatten dieses Baumes herrschenden Lichtintensitäten aus. Die untersuchten Bäume standen jenseits des Tjiliwong auf der Insel des botanischen Gartens. Die Bäume hatten eine Höhe von 9—12 *m*, einen Kronendurchmesser von 8—11 *m* und einen Stammumfang = 50—60 *cm*. Ich erfuhr, dass diese immerhin schon ansehnlichen Bäume nur ein Alter von $1^1/_2$—2 Jahren hatten. Die Exposition der untersuchten Bäume war eine fast völlig freie.

Die Intensität des Lichtes innerhalb der Baumkrone hat den Werth $L = {}^1/_3$, I (max) $= 0\cdot476$ in keinem einzigen Falle unterschritten.

Die Intensität des diffusen Schattenlichtes dieses Baumes (L.) schwankte zwischen ${}^1/_{1\cdot92}$—${}^1/_{3\cdot00}$. I (max) $= 0\cdot733$—$0\cdot476$. Das durchgehende Sonnenlicht (richtiger gesagt das durchgehende gemischte Licht bei Sonnenbeleuchtung) schwankte Mittags in seiner Intensität zwischen ${}^1/_{1\cdot5}$—${}^1/_{1\cdot6}$. I (max) $=$ $= 0\cdot954$—$0\cdot892$.

Die relativ höchsten Intensitäten erhält man bei hohem Sonnenstande in Folge der gegen die Sonnenwirkung geschützten Anordnung der Blättchen. Die Unterschiede gegenüber der normalen Blattanordnung sind aber nicht erheblich, wie aus den nicht weit auseinander liegenden Grenzwerthen der Intensität zu ersehen ist.

Ausser diesen, in Buitenzorg angestellten Beobachtungen über die Intensität des inneren Lichtes der *Albizzia moluccana*

---

[1] Der botanische Garten zu Buitenzorg. Leipzig 1893, S. 328.

habe ich an diesem und an anderen Schattenbäumen im Culturgarten zu Tjikömöh noch Lichtmessungen vorgenommen.

Ausser *Albizzia moluccana* werden daselbst als Schattenbäume cultivirt: *Pithecolobium Saman* Benth., *Cedrela serrulata* Miq. und *C. odorata* L. Es sind dies durchaus hochschäftige Bäume von beträchtlicher Höhe (bis 20 *m*) und einem Kronendurchmesser von 6—10 *m*, welche nach einer Richtung in Entfernungen von 8 zu 8 *m* und in der darauf senkrechten Richtung von 5 zu 5 Metern über Cacao- und Caffeeculturen stehen, und bestimmt sind, die Anpflanzungen von zu starker Sonnenbestrahlung zu schützen.

Die Lichtmessungen wurden zu Tjikömöh anfangs Januar 1894 vorgenommen und lieferten folgende Resultate:

	L	I (max)
15. *Albizzia moluccana* Miq.	$^1/_{2\cdot81}$	0·531
16. *Cedrela serrulata* Miq.	$^1/_{3\cdot3}$	0·451
17. *Cedrela odorata* L.	$^1/_{3\cdot7}$	0·402
18. *Pithecolobium Saman* Benth..	$^1/_{4\cdot2}$	0·354.

Da diese Bäume sehr armlaubig sind, also sehr viel Licht eintreten lassen, so entfernen sich die Minima und Maxima von L nur wenig von den angeführten Mittelwerthen (siehe oben S. 619—620).

Durch diese Werthe ist auch schon die Stärke jenes Lichtes charakterisirt, welches die unter diesen Schutzbäumen stehenden Pflanzungen von aussen empfangen. Das Innenlicht dieser im Schatten der Schutzbäume cultivirten Gewächse ist aber begreiflicher Weise ein viel schwächeres.

Sechstes Capitel.

Regelung der Laubsprossbildung durch die Beleuchtung und durch andere Ursachen.

Die Anlage der Pflanzenorgane erfolgt, wenn von einigen wenig bekannten Ausnahmsfällen, in welchen Lichtreiz die Anregung zur Entstehung von Organen gibt, abgesehen wird, unabhängig vom Lichte. Bezüglich der bei Abwesenheit vom Lichte sich entwickelnden und ausbildenden Organe ist dies selbstverständlich. Es steht dies aber auch für die Laubblätter

ausser Zweifel. Dass auch die Laubknospen, von einigen seltenen Ausnahmsfällen abgesehen, bei völligem Ausschluss von Licht entstehen können und in der Regel thatsächlich in dieser Weise entstehen, ist, soviel mir bekannt, bisher noch nicht nachgewiesen worden. Das Studium der Abhängigkeit der Verzweigung vom Lichte und namentlich auch die Frage über die Einschränkung der Verzweigung in Folge sinkender Lichtstärke hat mich genöthigt, diesen Gegenstand zu verfolgen. Ich habe sowohl in den Tropen als hier zahlreiche diesbezügliche Untersuchungen angestellt, auf welche ich in einer anderen Abhandlung zurückkomme. Nur eine interessante Thatsache möchte ich hier anführen, weil dieselbe zum Verständniss des Nachfolgenden beitragen dürfte. Bei zahlreichen Dracaeneen und Pandaneen überzeugte ich mich, dass die Anlage ihrer Axillarknospen in tiefster Finsterniss erfolgt. Die unter dem Schutze oft sehr mächtig ausgebildeter Blattbasen angelegten Axillarknospen sind bei diesen Gewächsen oft nur sehr klein und wachsen erst im Lichte rasch heran. Bei *Pandanus ceramicus* Rumph. sind die von den Blättern noch bedeckten Axillarknospen so klein, dass sie sich leicht der Beobachtung entziehen. Erst nach der Ablösung der Blätter kommen die aus diesen Knospen hervorgehenden Axillarsprosse zur Entwicklung.

Hier wie bei vielen anderen baumartigen Monocotylen tritt also der merkwürdige Fall ein, dass trotz des immergrünen Charakters dieser Gewächse die Entwicklung axillarer Seitenzweige erst durch partiellen Laubfall möglich gemacht wird.

Nicht nur die Anlage, sondern, bis zu einer bestimmten Grenze, auch die Entwicklung aller Organe erfolgt unabhängig vom Lichte. Aber die normale Ausbildung aller oberirdischen Organe vollzieht sich in strenger Abhängigkeit vom Lichte, und gerade hierbei ergibt sich eine innige Beziehung zur Lichtstärke. Über diese Beziehung, namentlich rücksichtlich der Verzweigung der Holzgewächse, habe ich im Anschlusse an schon früher mitgetheilte einschlägige Beobachtungen[1] hier und in den anderen von mir besuchten Vegetationsgebieten

[1] Phot. Unters. I.

eingehende, zum grössten Theile schon zum Abschluss gebrachte Untersuchungen angestellt, welche ich voraussichtlich bald zu veröffentlichen in der Lage sein werde.

An dieser Stelle will ich bloss den oben mitgetheilten Fall über die Verzweigung von *Cynometra* erläutern. Es wurde oben berichtet, dass wohl die Terminalknospe zur Entwicklung kömmt, auch manchmal eine, oder seltener einige wenige der obersten Axillarknospen, alle anderen Knospen aber verkümmern. Die Axillarknospen des jungen Sprosses können, wie ich mich durch den Versuch überzeugte, in voller Finsterniss zur Anlage gelangen, thatsächlich entstehen sie aber in einem sehr schwachen Lichte. Mit dem raschen Heranwachsen der ergrünenden Blätter des jungen Sprosses sinkt die Intensität des Lichtes, welches die Axillarknospen empfangen, sehr rasch, so dass nur die freie Endknospe (oder auch noch einige der obersten Axillarknospen) genügend beleuchtet sind, die anderen aus Lichtmangel verkümmern und deshalb keine Sprosse liefern. Ähnlich so verhalten sich zahlreiche andere tropische, immergrüne Holzgewächse.

Es setzt desshalb bei vielen immergrünen Holzgewächsen die Belaubung durch Schwächung des in die Laubkrone eindringenden Lichtes der Verzweigung eine Grenze, wie denn überhaupt die immergrünen Holzgewächse gegenüber den sommergrünen rücksichtlich der Verzweigung sich im Nachtheil befinden, da durch die Entlaubung den letzteren so viel Licht zugeführt wird, dass die Laubknospen reichlich zur Entwicklung kommen können, ein Vortheil, den natürlich die immergrünen Holzgewächse nicht geniessen[1].

Die Entlaubung ist nun allerdings ein wichtiger Behelf für die Verzweigung, welche, wie wir alsbald sehen werden, bei sommergrünen Gewächsen im Allgemeinen eine reichlichere als bei immergrünen ist; allein die Entlaubung ist nur für jene Vegetationsgebiete vortheilhaft, wo die Lichtintensität zur Zeit der Laubentfaltung keine hohe ist. Dies ist der Grund, wesshalb in

[1] Photom. Unters. I, 310 ff.

den Tropen, wo das ganze Jahr hindurch eine annähernd gleiche, und zwar sehr hohe Lichtintensität herrscht, der immergrüne Baum die Regel und der sich entlaubende Baum nur eine seltene Ausnahme bildet.

Es ist schon oben auf die merkwürdige Thatsache hingewiesen worden, dass von einem bestimmten Entwicklungszustand eines Holzgewächses an das in die Laubmassen derselben einstrahlende Licht auf ein stationäres Minimum sinkt. Diese Erscheinung wird nur unter der Annahme verständlich, dass von einer bestimmten Mächtigkeit eines Baumes oder Strauches an jede Weiterentwicklung der Laubsprosse eine Reduction in der Entwicklung, beziehungsweise eine Vernichtung und Beseitigung alter Laubsprosse zur Folge haben muss.

Diese Annahme wird durch die Thatsachen vollauf bestätigt und prägt sich in einigen längstbekannten Erscheinungen aus. Der Hauptstamm wirft in der Richtung von der Basis nach oben die Äste in dem Masse ab, als der Schatten der Krone den unteren Ästen das Licht benimmt. Bäume mit aufrechtem Wuchs und aufstrebenden Ästen (Pyramidenpappeln, Pyramideneichen, Pyramidenacacien etc.) können zeitlebens bis auf den Grund beästet und belaubt bleiben, weil der Lichtentzug durch den Kronenschatten fortwährend ganz minimal bleibt. Werden Äste aus der Krone ausgesägt, so treten aus dem bereits kahl gewordenen Asttheile neue Laubsprosse hervor, und wenn die Krone in den peripheren Theilen gelichtet wird, so treiben aus dem Hauptstamme adventive oder aus zurückgebliebenen Axillarknospen entstehende Sprosse hervor. In den Wiener Parkanlagen sieht man die letztere Erscheinung an den Stämmen von *Acer Negundo* schön ausgeprägt: die Schäfte der ausgeästeten Bäume sind im Spätfrühling bis oben hinauf mit jungen grünen Zweigen bedeckt.

Während bei der »Reinigung des Stammes und der Äste« die Unterschreitung des Lichtminimums zum Absterben der ungenügend beleuchteten Äste führt, ist die Neubegrünung des Baumschaftes und der zweiglos gewordenen Asttheile darauf zurückzuführen, dass durch die Aussägung der Krone oder durch den sonstigen Astverlust der Krone ein Licht in

die letztere einstrahlen kann, dessen Intensität oberhalb des früher bereits erreichten stationären Minimums gelegen ist.

Durch die Beobachtung lässt sich constatiren, dass jedes sich verzweigende Holzgewächs im Laufe seiner Weiterentwicklung eine Einschränkung seiner Verzweigung erfährt. In welchem Grade dieselbe auftritt und durch welche Ursachen sie herbeigeführt wird, soll hier untersucht werden.

Vorerst sei nur bemerkt, dass Holzgewächse, welche wie die meisten Palmen, die Farnbäume und noch einige später zu nennende, selbst dicotyle Holzgewächse, einen unverzweigten Stamm besitzen, natürlich keine Einschränkung der Verzweigung erfahren können, weil sie einen einfachen, unverzweigten Stamm besitzen. Bei diesen Gewächsen erfolgt die Verminderung des äusseren Lichtes durch anfängliche Lageveränderungen[1] und durch die gedrängte Anordnung der Blätter. Es sind auch alle diese Gewächse auf geschwächtes Sonnen- und auf diffuses Licht angewiesen (siehe oben S. 664).

Dass die Vermehrung der Laubsprosse eines Holzgewächses nicht in dem durch die Organisation der letzteren gegebenen geometrischen Verhältniss vor sich geht, sondern früher oder später eingeschränkt wird, ist lange bekannt. Die in der forstlichen Literatur vorhandenen einschlägigen Angaben beschränken sich auf die »Reinigung« des Hauptstammes und der älteren Asttheile. Am eingehendsten haben sich mit diesem Gegenstande Wigand[2] und N. J. C. Müller[3] beschäftigt. Ersterer hat zahlreiche Fälle der »Remission des Wachsthums« genau beschrieben, ohne bezüglich der Erklärung der Erscheinung mehr zu sagen, als sich aus dem Gesetz der grossen Wachsthumsperiode von selbst ergibt.

Die Ergebnisse seiner Untersuchungen fasst Wigand folgendermassen zusammen: »Mag nun das Wachsthum (der Holzgewächse) ruhig und ebenmässig einherschreiten oder in unordentlichen Sprüngen von Jahr zu Jahr dahineilen, wenn

---

[1] Wiesner, Pflanzenphysiologische Mittheilungen aus Buitenzorg. I. Beobachtungen über die Lichtlage der Blätter tropischer Gewächse. Diese Sitzungsberichte, Bd. 103, S. 20.

[2] Wigand, Der Baum. Braunschweig 1854.

[3] Botan. Untersuchungen. Heidelberg 1877.

wir, von diesem Tact im Einzelnen absehen, die Entwicklung des Sprosses in ihrem ganzen Verlaufe überblicken, so wird uns ein Gesetz in dem Wachsthumsgang, ein Rhythmus im Grossen nicht entgehen, so sehr derselbe auch oft durch die Unregelmässigkeit im Einzelnen verhüllt wird. Dieses Gesetz besteht aber darin, dass das jährliche Längenwachsthum in den ersten Jahren zunimmt, zu einer gewissen Zeit sein Maximum erreicht und von da wieder abnimmt...«.[1] Was Wigand »Remission« nennt, ist zweifellos zum Theil auf die Wirksamkeit jener erblich festgehaltenen Eigenthümlichkeiten, auf welchen die grosse Wachsthumsperiode beruht, zurückzuführen, zum grösseren Theile liegen dieser Remission aber äussere Ursachen zu Grunde, vor Allem die Abnahme des dem Holzgewächs von aussen zufliessenden Lichtes.

Welche Förderung die Sprosse in der ersten Entwicklungsperiode durch relativ verstärkte Verzweigung erfahren können, ist nicht Gegenstand dieser meiner Untersuchung; es soll nur, wie ja oben auseinandergesetzt wurde, gezeigt werden, welche Ursachen thätig sind, um die Verzweigung behufs Herstellung des stationären Lichtminimums einzuschränken.

N. J. C. Müller hat die Einschränkung der Verzweigung genauer als Wigand, nämlich durch Feststellung der »Zweigordnungen« zum Ausdrucke gebracht. Als Ursachen der Einschränkung des Wachsthums werden aber auch nun im Bildungsgesetze gelegene Ursachen, vor Allem das Absterben des Haupttriebes (»Zusammenfliessen des Haupttriebes mit einem Seitentriebe« l. c. S. 505) herangezogen.

Wie sehr die Zahl der Zweigordnungen und der factisch ausgebildeten Laubsprosse gegen die durch die Organisation gegebenen möglichen Werthe zurückbleibt, geht aus folgender Betrachtung hervor.

Setzt man den Fall, dass an jedem Spross alljährlich nur ein System von Axillarsprossen gebildet wird, so müssten in n Jahren $n-1$ Zweigordnungen entstehen.

Setzt man weiter den Fall, dass die Zahl der sich alljährlich bildenden, aus je einem Laubspross hervorgehenden Axillar-

---

[1] Wigand, l. c. S. 74.

sprosse constant ist, nämlich den Werth p erreicht, so müsste, wie sich auf inductivem Wege leicht zeigen lässt, die nach n Jahren gebildete Zahl von Terminal- und Axillarsprossen den Werth

$$(p+1)^{n-1}$$

erreichen.[1]

Eine hundertjährige Eiche müsste 99 Zweigordnungen aufweisen; thatsächlich beobachtete ich aber an den von mir untersuchten Eichenarten nur 5—6.[2] Eine fünfzigjährige Platane besässe 49 Zweigordnungen, thatsächlich constatirte ich aber nur 7.

Ein zehnjähriger Birkenast, welcher an jedem Sprosse nur zwei Axillarsprosse alljährlich erzeugt, müsste 19.683 Laubsprosse besitzen. An einem dem Lichte exponirten zehnjährigen Aste der Birke zählte ich aber bloss 238, an einem unterdrückten, schattenständigen, eben so alten Aste nur 182 Zweige, in beiden Fällen aber nicht 9, sondern bloss 5 Zweigordnungen.

Die im Tropengebiete wachsenden Bäume müssten, da der Sprossentwicklung wegen des Mangels einer Winterruhe eine weitere Grenze als bei uns gesetzt ist, im Vergleiche zu unseren Holzgewächsen eine noch grössere Zahl von Zweigordnungen ausbilden. Thatsächlich wird aber in den Tropen im Vergleiche zur Blätterzahl gewöhnlich eine geringere Zahl von Axillarknospen als Laubsprosse ausgebildet als an unseren Holzgewächsen, wodurch die Verzweigung eine Einschränkung erfährt.

Wie die thatsächlichen Verhältnisse bezüglich der ausgebildeten Zweigordnungen liegen, möge aus folgender Zusammenstellung entnommen werden, in welche ich nicht nur typische, sondern auch extreme Fälle (höchste beobachtete Zahl der Zweigordnungen) aufgenommen habe.

Ich habe zu der folgenden Zusammenstellung zu bemerken, dass ich zur Auszählung nur normale Äste auswählte, also Äste, welche weder durch natürliche Verletzung, noch durch den Baumschnitt ihres natürlichen Endes beraubt wurden, weil

[1] Vergl. dagegen N. J. C. Müller, l. c. S. 501.

[2] Nach Müller bis 11 Ordnungen (l. c. S. 400 und 502), oder nach seiner Zählweise (vergl. unten S. 681) 12 Ordnungen.

ich sonst zu hohe Werthe bekommen hätte; ferner, dass ich zur Beobachtung stets herangewachsene Individuen wählte, obgleich sich, wie ich weiter unten zeigen werde, schon in jungen Lebensjahren der Holzgewächse das Maximum der Zweigordnungen einstellt.

Endlich sei noch erwähnt, dass ich nur, wie ich mich ausdrücken möchte, physiologische Zweigordnungen bestimmte, d. i. die im ausgebildeten Zustande sich factisch ergebende Verzweigung, also auf die entwicklungsgeschichtliche Werthigkeit der Zweige nicht Rücksicht nahm. Wenn also ein Spross als Sympodium sich entwickelte, so wurde, falls die Scheinaxe den äusseren Charakter eines Monopodiums an sich trug, dieselbe als eine Ordnung gerechnet. Es wurde also beispielsweise ein junger noch ununterdrückt sich entwickelnder, aus der jeweiligen, terminal gestellten Axillarknospe (z. B. bei der Linde) sich hervorbildender Spross als einfach angesehen, obgleich er so viele morphologische Zweigordnungen aufweist, als er Jahre zählt. Physiologisch ist aber ein solcher Spross einem monopodial zur Entwicklung gekommenen vollkommen gleichwerthig. In der Zahl der Zweigordnungen ist weder der Hauptstamm, noch sind die Knospen inbegriffen.

Die auf die tropischen Bäume bezugnehmenden Daten dieses Capitels wurden in Peradenya (Ceylon), Singapore, hauptsächlich aber in Buitenzorg festgestellt.

a) Tropische Bäume.

Wegen des in der Regel immergrünen Charakters dieser Bäume ist es häufig, namentlich bei hohen, mit umfangreicher Krone versehenen Individuen mit grossen Schwierigkeiten verbunden, eine genaue Bestimmung der Zahl der Zweigordnungen vorzunehmen. Dieser Umstand erklärt die Lückenhaftigkeit der nachfolgenden Daten.[1]

[1] Auf mein Ersuchen hin hatte Herr Oberförster Koorders in Buitenzorg die Güte, an zahlreichen javanischen Holzgewächsen Bestimmungen der Zweigordnungszahlen vorzunehmen. Herrn Koorders Forschungsreise nach Celebes verzögerte die Erfüllung meiner Bitte. Die betreffenden Daten sind mir erst während des Druckes dieser Abhandlung zugekommen, so dass ich erst bei späterer Gelegenheit von denselben werde Gebrauch machen können.

Es gibt in den Tropen Baumarten, welche völlig unverzweigt sich entwickeln; die Zahl der Zweigordnungen dieser Bäume ist = 0. Die bekanntesten Beispiele sind die echten Baumfarne und die Palmen, deren nicht klimmende Formen ja in der Regel nur aus der Terminalknospe ihre Blätter entwickeln. Dessgleichen zahlreiche andere monocotyle Bäume. Aber auch dicotyle Bäume existiren in den Tropen, welche gleich den unverzweigten Farn- und monocotylen Bäumen durchwegs grossblättrig sind und unverzweigt bleiben. So habe ich *Cespedesia Bonplandii* Gandot. (Ochnacee), ein 10 *m* und darüber hohes Holzgewächs mit bis meterlangen Blättern, nur völlig unverzweigt angetroffen. *Carica Papaya*, sowohl männliche als weibliche Bäume, oft 8—10 *m* hoch, sind in der Regel völlig unverzweigt, doch kommen hin und wieder Individuen mit einer Zweigordnung vor. Tschirch bildet einen solchen einfach verzweigten Baum ab.[1] Dessgleichen unverzweigt oder nur eine oder zwei Zweigordnungen ausbildend fand ich *Astrapaea*-, *Brownea*-, *Cecropia*-, *Garcinia*-, *Coccoloba*-Arten. *Myristica*-Bäume, von einer aus Amboina stammenden noch unbestimmten Art, in zahlreichen Exemplaren in Buitenzorg cultivirt, fand ich bei einer Höhe von 5—7 *m* nur einfach verzweigt. Eine *Diospyros*-Art, als Kajoe areng bezeichnet, an 10 *m* hoch, dessgleichen. Bei *Citharexylum* sp. fand ich nur zwei, bei *Dillenia indica* L., *Grewia* sp. zwei bis drei Zweigordnungen ausgebildet. Sehr häufig werden, und selbst bei enorm hohen Bäumen, nur drei Zweigordnungen ausgebildet, z. B. bei *Strombosa*-, *Cinchona*-, *Jagera*-, *Hopea*-Arten. Dessgleichen bei *Plumiera acutifolia* Poir. Aber selbst bei den grössten von mir in den Tropen beobachteten Baumarten ging die Ordnungszahl über 5 nicht hinaus, wenn nämlich die Bestimmung an intacten Zweigen gemacht wurde. Als Beispiele führe ich an: *Ficus elastica* (welche indess oft auch nur drei bis vier Zweigordnungen ausbildet), *Ficus religiosa*, *Pterocarpus indica*, ein *Machaerium*, die riesigen Rasamala-Bäume (*Altingia excelsa* Noran.), welche ich in Tjibodas zu beobachten Gelegenheit hatte, endlich *Grevillea robusta* Sunn., welche aber gewöhnlich nur drei Zweigordnungen ausbildet. Die

[1] Tschirch, Indische Heil- und Nutzpflanzen. Berlin 1892, S. 82 (Taf. 48).

Grösse des Baumes steht mit der Höhe der Ordnungszahl nicht in Proportion, denn bei *Cinnamomum*-Arten von 5—6 *m* Höhe habe ich wie an den grössten von mir in den Tropen beobachteten *Ficus*-Arten nicht selten bis fünf Zweigordnungen aufgefunden. Es ist bei der Schwierigkeit der Bestimmung der Zweigordnungszahl nicht ausgeschlossen, dass mancher typische Tropenbaum eine höhere als die angeführte maximale Ordnungszahl aufweist. Die grosse Zahl der angestellten Beobachtungen führt zu dem Resultate, dass die Zweigordnungszahl der tropischen Holzgewächse — ob ausnahmslos oder in der Regel bleibt einstweilen zweifelhaft — gleich Null ist oder nur einen niederen Werth besitzt.[1]

b) Bäume, welche bei uns wildwachsend vorkommen oder im Freien aushalten.

	Maximale Zweigordnungszahl
Larix decidua	3—4
Salisburya adianthifolia	4
Tamarix gallica	4
Gledidtschia triacanthos	5
Pavia rubra	5
Ailanthus glandulosa	5
Populus alba	5
Abies excelsa	5
Pinus Laricio	5
Aesculus hippocastanum	6
Quercus pedunculata	6
Robinia Pseudoacacia	7
Ulmus campestris	7
Fraxinus excelsior	7
Betula alba	7

---

[1] Die sehr zahlreichen Beobachtungen des Herrn Koorders (s. oben S. 676) führten im Wesentlichen zu demselben Ergebnisse. Ausnahmsweise kommen wohl auch noch höhere Zweigordnungen vor: die Complication der Verzweigung betrifft aber nur die unmittelbar das Laub tragenden Zweige. Die blattlos gewordenen Stammtheile der tropischen Holzgewächse sind durchwegs nur spärlich verzweigt.

	Maximale Zweig-ordnungszahl
Carpinus Betulus	8
Taxus baccata	8
Fagus silvatica	8

Eine höhere Ordnungszahl als 8 habe ich trotz vieler Aufmerksamkeit, welche ich dieser Frage zuwendete, nie beobachtet. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle beobachtete ich an unseren Bäumen 6 Zweigordnungen.

c) Sträucher.

	Maximale Zweig-ordnungszahl
Caragana arborescens	2—3
Cornus sanguinea	4
Sambucus nigra	6
Viburnum Lantana	6
Philadelphus coronarius	6
Ligustrum vulgare	7
Syringa vulgaris	7

Nach den vorgeführten und zahlreichen anderen hier nicht namhaft gemachten Beobachtungen kann es wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die Holzgewächse unseres Vegetationsgebietes durchschnittlich mehr Zweigordnungen ausbilden als die des Tropengebietes. Denn nicht nur kommt in den Tropen der Minimumwerth (= 0) häufig, bei unseren Bäumen und Sträuchern niemals vor; es herrschen dort die niederen Zweigordnungszahlen vor, bei uns die hohen.

Im subtropischen Gebiete habe ich wegen kurzen Aufenthaltes nur verhältnissmässig wenige Beobachtungen angestellt. Auf meine Bitte hatte Herr Prof. Sickenberger in Cairo die Güte, namentlich während der kurzen Periode der Entlaubung, zu welcher Zeit die Bestimmungen sehr erleichtert sind, weitere Beobachtungen anzustellen. Es wurden im Ganzen 71 Arten von Holzgewächsen untersucht, von denen nur 20 Species mehr als 4 und 10 Arten 6 und mehr Zweigordnungen ausbildeten. Die überwiegende Mehrzahl wies 3—4 Zweigordnungen auf.

Ich führe aus unseren Beobachtungen folgende Beispiele an:

	Zahl der Zweigordnungen	
Phoenix dactylifera L.	0	
Hyphaene thebaica That.	1	
Fatsia japonica Thunb.	1	
Adenium obesum Schult.	2	
Citharexylum quadrangulare Jacq.	2	(vergl. oben S. 677)
Grewia occidentalis L.	3	(vergl. oben S. 677)
Bauhinia purpurea L.	3	
Ceratonia siliqua L.	3	
Grevillea robusta Cunn.	3	
Ficus bengalensis L.	3	
Ficus elastica L.	3—4	(vergl. oben S. 677)
Populus dilatata Ait.	3—4	
Melia Azedarach L.	3—4	
Plumiera acutifolia Poir.	3	(vergl. oben S. 677)
Acacia Farnesiana Willd.	4	
Ficus religiosa L.	5	
Albizzia Lebbek R. Br.	5—6	
Acacia nilotica DC.	6—8	

Die Holzgewächse der subtropischen Vegetationsgebiete verhalten sich sonach bezüglich der Anzahl der gebildeten Zweigordnungen intermediär im Vergleiche zu den Gewächsen der tropischen und der gemässigten Klimate. Im subtropischen Gebiete vermindert sich bereits die Zahl der Holzgewächse, welche gar keine Zweigordnungen ausbilden, und selbst die Palmen neigen schon zur Kronenverzweigung (*Hyphaene thebaica*) und sogar zur Buschbildung *(Chamaerops humilis)*, indem sich vom Grunde des Stammes aus Seitensprosse entwickeln.

Eine scharfe Scheidung der Holzgewächse nach der Zweigordnungszahl lässt sich allerdings nicht vornehmen; dass aber das Minimum dieser Zahl im tropischen Gebiete vorherrscht, und dass die Werthe der Zweigordnungszahl im grossen Ganzen nach den Polargrenzen der Vegetation zunehmen, wird wohl nicht in Abrede gestellt werden können. Bemerkenswerth erscheint es ferner, dass manches Gewächs mit dem Vorrücken

in ein nördliches Gebiet die Zahl seiner Zweigordnungen zu vermehren scheint. Es ist wohl nicht blosser Zufall, wenn Herr Prof. Sickenberger an *Populus dilatata* Ait. in der Umgebung von Cairo nur 3—4 Zweigordnungen (briefliche Mittheilung) beobachtete, während bei der bei uns cultivirten, mit dieser Species wohl identischen *Populus pyramidalis* Roz. von mir 6, von N. J. C. Müller[1] 6—8 (nach der von mir durchgeführten Zählweise, bei welcher der Hauptstamm in die Zahl der Ordnungen [»Zweigordnungen«] nicht eingerechnet wird, 5—7) Zweigordnungen beobachtet wurden. Weitere vergleichende Beobachtungen in dieser Richtung wären sehr erwünscht.

Dass das Minimum der Verzweigung der Holzgewächse gerade in den Tropen zu finden ist, wo die Zahl der Zweigordnungen so häufig = 0 ist, hängt wohl schon mit der exorbitanten Grossblättrigkeit dieser Gewächse zusammen, welche ja nur in warmen und heissen Vegetationsgebieten möglich ist, weil nur dort die Bedingungen für die relativ lange Zeit in Anspruch nehmende Entwicklung solcher Blätter vorhanden sind, die ja auch eine Unterbrechung der Entwicklung nicht in dem Masse, wie die Zweige, ertragen würden. Die Grösse der Blätter steht zum Grade der Verzweigung in einem sehr einfachen Verhältniss: je grösser die Blätter eines Holzgewächses sind, desto weniger möglich, aber auch desto weniger nothwendig wird die Verzweigung des Stammes. Die grossblättrigen Baumformen erfordern aber auch schon wegen der Laubentwicklung relativ viel Licht, und da kommt es diesen Gewächsen zugute, dass jedes sich eben ausbreitende Blatt dem vollen Lichtgenusse des Standortes zugänglich ist. Bildeten sich Seitentriebe aus, so kämen viele Blätter im Schatten des Haupttriebes zur Entfaltung. Die Blätter unverzweigter Holzgewächse sind also nicht in Gefahr, durch sie überwölbende Laubmassen in der Entwicklung gestört zu werden, wehren aber vor der Entfaltung den sich in Folge starker Insolation einstellenden Lichtüberschuss durch ihre Lage zum stärksten Lichte ab (siehe oben S. 664). Im Übrigen ist die Hauptmasse

[1] L. c. S. 400.

des bereits entwickelten Laubes grossblättriger unverzweigter Holzgewächse auf geringe Lichtstärken angewiesen (siehe oben S. 664, Anmerkung).

Es dürfte aber auch wohl zu beachten sein, dass ein unter den überaus günstigen Vegetationsbedingungen des Tropengebietes sich entwickelnder Baum nicht jener hohen Sicherung seiner Existenz als Individuum bedarf wie ein Holzgewächs eines Vegetationsgebietes, in welchem die Ungunst des Klimas die Thätigkeit eines solchen Organismus für einen langen Zeitraum unterbricht. Bei nordischen Holzgewächsen kann auch sonst viel leichter eine Störung der Individualentwicklung (z. B. durch Reif, Frost etc.) platzgreifen, als bei Bäumen der warmfeuchten Tropengebiete. Während das Leben einer Palme in der Regel auf eine einzige Knospe gestellt ist, haben unsere Holzgewächse die Fähigkeit, hunderttausende von Knospen hervorzubringen, so dass der grösste, z. B. durch Hagelsturm, einem Baume zugefügte Elementarschaden in Folge des hohen Reproductionsvermögens eines solchen an die kälteren Klimate angepassten Holzgewächses baldigst geheilt werden kann.

Die maximale Zweigordnungszahl eines Holzgewächses wird bald, in den Tropen schon in den ersten Lebensjahren erreicht, bei unseren Holzgewächsen später, aber gewöhnlich in den ersten zehn Lebensjahren. Doch herrscht auch in dieser Beziehung nicht jene Regelmässigkeit, welche man von vornherein vermuthen sollte. Es schreitet nämlich die Zweigordnungszahl nicht, entsprechend den Lebensjahren, bis zur Erreichung der maximalen Zahl fort, sondern es wird die den Lebensjahren des Baumes oder Strauches entsprechende Ordnungszahl in der Regel unterschritten, seltener, indem innerhalb einer Vegetationsperiode die Axillarsprossbildung sich wiederholt, überschritten.

Wie die photometrische Untersuchung lehrt, erfolgt die Regelung der Verzweigung in erster Linie durch die Beleuchtung, d. h. die Ausbildung der Zweigordnungen geht so weit von statten, als es die Beleuchtungsverhältnisse zulassen. Mit anderen Worten: die Entwicklung der einzelnen Laubsprosse aus den Knospen schreitet so lange fort, bis ein Minimum der Beleuchtung erreicht ist, bei welchem die Laubentwicklung des

betreffenden Sprosses ihr Ende erreicht. Der ganze Baum regelt aber seine Verzweigung in der Art, dass, von einer bestimmten Grenze an, jede Neubildung von Zweigen ein Absterben anderer zur Folge hat.

Dieses Beleuchtungsminimum ist für jede Art von Holzgewächs und wohl für jede Pflanze innerhalb bestimmter Grenzen constant, wie in einem früheren Capitel dargelegt wurde.

Es findet im Laufe der Entwicklung eines Holzgewächses gewöhnlich nicht nur eine enorme Reduction der Zweigordnungen, sondern, wie bereits oben nachgewiesen wurde, eine noch viel stärkere Reduction der Zweigbildung überhaupt statt.

Um letztere Thatsache noch weiter zu erhärten, füge ich den schon oben angeführten Fällen noch folgende Beispiele an:

Eine zehnjährige Tanne *(Abies pectinata)*, überschattet zur Entwicklung gelangt, bildete bloss drei Zweigordnungen aus, während bei uneingeschränkter Entwicklung die Ausbildung von neun Sprossordnungen möglich gewesen wäre. Die Zahl der Sprosse, welche diese Tanne erzeugte, betrug 726. Da nun jeder gut entwickelte Seitentrieb der Tanne gewöhnlich eine Terminal- und zwei Axillarknospen ausbildet, so sollte man erwarten, dass die Zahl der Knospen eine beträchtlich grössere sei als die der Triebe. Thatsächlich wurden aber nur 786 Knospen ausgebildet. Hätte jede Knospe sich ausgebildet, so wäre die Zahl der Sprosse entsprechend der oben angegebenen Formel

$$(p+1)^{n-1},$$

unter der Annahme, dass $p = 2$ ist, innerhalb der zehnjährigen Entwicklung auf 19.683 gestiegen.

Eine im Topfe im Kalthause cultivirte Fichte *(Abies excelsa)*, welche absichtlich constant nur von einer Seite Licht empfing, bildete an der Schattenseite nur wenige (7) Sprosse aus. Es entwickelten sich an diesem schwächlichen zehnjährigen Fichtenbäumchen nur drei Zweigordnungen (unter günstigen Vegetationsbedingungen bildet die Fichte fünf Zweigordnungen aus) und erzeugte statt 19.683, bloss 135 Sprosse. An der Lichtseite war das lebhaft grün gefärbte Bäumchen dicht benadelt. Es sei bemerkt, dass die Hauptaxe dieses Bäumchens schwach, aber

deutlich positiv heliotropisch wurde, was unter normalen Verhältnissen von mir nie beobachtet wurde.[1]

Die Untersuchung drei- bis zehnjähriger Buchen in Betreff der Reduction der Zweigordnungen und der Zweige überhaupt hat folgende Resultate ergeben.

	Zahl der Zweigordnungen		Zahl der Sprosse	
Alter	beobachtet	berechnetes Maximum[2]	beobachtet	berechnetes Maximum
3 Jahre	1	2	8	9
4 »	2	3	20	27
5 »	3	4	43	81
6 »	3	5	66	243
10 »	5	9	295	19683

Aus all' den angeführten Beobachtungen ergibt sich, dass sich bei der Weiterentwicklung der Holzgewächse mit den Jahren eine enorme Einschränkung der Sprossentwicklung einstellt.

Es soll nun untersucht werden, auf welchen Ursachen diese Erscheinung beruht.

Wie eine eingehende Untersuchung lehrt, ist dieser Process ein sehr verwickelter. So weit ich denselben zu überblicken vermag, lassen sich folgende Ursachen der Sprossreduction und schliesslichen Sprossvernichtung ausfindig machen.

1. Verringerung der Laubspross- und Laubblattbildung in Folge ungenügender Beleuchtung der Knospen.

2. Einschränkung der Verzweigung durch terminale Inflorescenzbildung.

3. Anderweitiges Absterben des Haupttriebes bei decussirter Blatt- und Zweiganordnung.

4. Verringerung der Zahl seitlicher Sprosse in Folge sympodialer Verzweigung.

5. Absprünge.

---

[1] Hingegen können die Gipfel einseitig beleuchteter Thuyen und Föhren auch im Freien heliotropisch werden.

[2] Nach der obigen Formel unter der Annahme, dass jeder Spross jährlich zwei neue Sprosse erzeugt, mithin $p = 2$ ist.

6. Reduction und schliessliches Absterben der Zweige in Folge mangelhafter Beleuchtung.

1. Was den ersten Punkt anbelangt, so erinnere ich zunächst an die oben (S. 670) bereits mitgetheilte Thatsache, dass die Laubknospen in der Regel unabhängig vom Lichte entstehen, dass aber zur normalen Ausbildung der aus denselben hervorgehenden Sprosse Licht erforderlich ist. Die Intensität des hierzu nöthigen Lichtes ist je nach der Pflanzenart sehr verschieden. Es gibt Holzgewächse, bei welchen schon an frei exponirten, d. i. solchen Sprossen, welche nicht durch andere Laubsprosse im Lichtgenuss gehemmt werden, ein Theil der Knospen, nämlich die nicht genügend beleuchteten, nicht zur Entwicklung kommt. Es sind dies jene Gewächse, deren Verzweigung sich schon ontogenetisch epitroph, beziehungsweise hypotroph gestaltet, bei welchen also die epitrophe und hypotrophe Verzweigung nicht erblich festgehalten ist, sondern durch äussere Verhältnisse, in unserem Falle durch das Licht hervorgerufen wird und durch Änderung der Beleuchtung mannigfaltig modificirt, ja sogar aufgehoben, oder umgekehrt werden kann.

Als Beispiel für eine solche durch das Licht hervorgerufene epitrophe Verzweigung[1] der Sprosse führe ich *Salix incana* Schrk., als Beispiel für eine durch das Licht hervorgerufene hypotrophe Sprossverzweigung *Populus pyramidalis* an.

Die Zweige der ersteren erscheinen allseits gleichmässig mit Laubknospen besetzt. Es kommen im Frühling auch die Knospen an allen Seiten der Sprosse zur Entwicklung, an horizontalen Ästen die oberen, stark beleuchteten ebenso gut, wie die unteren, nur in sehr schwachem Lichte gelegenen. Aber die aus diesen Knospen hervorkommenden Sprosse bleiben kurz, endigen in Blüthenkätzchen, unterhalb welcher nur wenige kleine Laubblätter stehen. Im Mai sterben diese Sprosse ab, lösen sich von den Zweigen los und es kommen aus kleinen Seitenknospen, welche rechts und links von den blüthentragenden Sprossen gelegen sind, Laub-

[1] Über Epitrophie der Sprosse siehe Wiesner, Anisomorphie der Pflanze. Diese Berichte, Bd. 101, I. Abth., S. 688 ff.

sprosse hervor, aber nur an den gut beleuchteten Seiten der Muttersprosse. Da nun die Muttersprosse zumeist horizontal oder geneigt gegen den Horizont gelegen sind, mithin in der Regel ihre morphologischen Oberseiten am besten beleuchtet sind, so kommt es bei *Salix incana* in der Regel zu epitropher Sprossverzweigung. An mehr oder minder stark aufgerichteten Zweigen können die morphologischen Unterseiten der Muttersprosse ebenso stark beleuchtet sein als die Oberseiten, es werden dann beiderseits Laubsprosse entwickelt. Ja es kann durch Aufrichtung der Muttersprosse das Vorderlicht die morphologischen Unterseiten der Sprosse so günstig beleuchten, dass die diesem Lichte zugekehrten Knospen sich zu Sprossen entwickeln, während die dem Hinterlichte ausgesetzten, der morphologischen Oberseite der Muttersprosse angehörigen Knospen unentwickelt bleiben. Schon diese Thatsachen beweisen, dass der *Salix incana* die epitrophe Sprossverzweigung nicht angeboren ist. Man kann indess im Experiment die epitrophe Sprossverzweigung in die hypotrophe verwandeln, wenn man zur Zeit der Blüthe, wenn also die späteren Laubsprosse sich noch im Knospenzustande befinden, die horizontal zur Entwicklung gekommenen Muttersprosse umkehrt. Die früheren Schattenseiten der Muttersprosse werden zu Lichtseiten und an diesen morphologischen Unterseiten kommen jetzt die Laubsprosse zur Ausbildung.[1]

Die aufstrebenden Zweige von *Populus pyramidalis* sind allseits mit Laubknospen besetzt; von diesen entwickeln sich aber nur die im günstigen Lichte (Vorderlicht) befindlichen Knospen: es kommt zur hypotrophen Verzweigung. Zwingt man die Sprosse in eine neue Lage zum Lichte, so kommen nur die an der am stärksten beleuchteten Seite des Zweiges gelegenen Knospen zur Ausbildung. Legt man die mit Knospen

---

[1] Ich habe an zahlreichen anderen Weidenarten das gleiche Verhalten der Knospen zum Lichte beobachtet. In vielen Gegenden ist es üblich, zur Verhinderung des Betretens der Wiesen an den durch dieselben führenden Wegen lange, 3—4 *cm* dicke Weidenstämmchen mit beiden Enden bogenförmig in den Boden zu stecken. Solche Weidenstämmchen schlagen sehr leicht aus, es bilden sich aber alle Laubsprosse nur an den Lichtseiten dieser Stämmchen.

besetzten Zweige beispielsweise horizontal, so dass die Oberseite derselben dem Lichte am meisten ausgesetzt wird, so kommt es zu epitropher Sprossverzweigung.[1]

In diesen beiden extremen Fällen kommen selbst relativ sehr stark beleuchtete Knospen nicht zur Entwicklung. In der Regel erlischt die Sprossentwicklung aus Knospen bei geringeren Lichtintensitäten. Ich habe schon in dem ersten Theile der Photometrischen Untersuchungen[2] gezeigt, dass der Unterschied in der Sprossbildung der sommergrünen und immergrünen Gewächse auf Unterschiede in der Beleuchtung zurückzuführen ist: die sommergrünen Gewächse empfangen im entlaubten Zustande im Frühlinge Licht genug, um selbst in der Tiefe der Krone die Entstehung von Laubsprossen zu ermöglichen, während die immergrünen nur in der Nähe der Kronenperipherie Sprosse auszubilden vermögen. Die stärkere Insolation im Tropengebiete begünstigt im Allgemeinen bei den dortigen, fast durchwegs immergrünen Holzgewächsen die von der Peripherie sich entfernenden Knospen mehr als dies bei unseren wintergrünen Bäumen und Sträuchern der Fall ist, so dass sich bei diesen Gewächsen auch Axillarsprosse in beträchtlicher Ent-

---

[1] Die Sprosse von *Salix incana* verzweigen sich also unter natürlichen Verhältnissen in der Regel epitroph, die von *Populus pyramidalis* in der Regel hypotroph. Das Massgebende für das Zustandekommen dieser Verzweigung ist aber das Licht, so dass man im Experiment, wie ich oben gezeigt habe, bei beiden Gewächsen den Verzweigungsmodus geradezu umkehren kann. Ausnahmsweise kann selbst unter natürlichen Verhältnissen eine solche Umkehrung der Verzweigungsart erfolgen, wie ich mich sowohl bei *Salix incana* als bei *Populus pyramidalis* mehrmals zu überzeugen Gelegenheit hatte.

Da nun die Verzweigung dieser beiden Gewächse ausschliesslich durch das Licht geregelt wird, so scheint es geradezu geboten, die beiden genanten Typen zusammenzufassen, und ich schlage zur Bezeichnung dieser auf derselben Ursache beruhenden, aber in verschiedener Weise ausgeprägten Erscheinung den Ausdruck phototrophe Verzweigung vor. Diese phototrophe Verzweigung führt nun bei *Salix incana* in der Regel zur Epitrophie, bei *Populus pyramidalis* in der Regel zu Hypotrophie des Sprosssystems.

Vielleicht empfiehlt es sich später, den Ausdruck »Phototrophie« allgemein für alle jene Erscheinungen zu gebrauchen, welche auf gesteigerter Entwicklung einseitig beleuchteter, oder einseitig stärker beleuchteter Organe (oder Gewebe) beruhen.

[2] Phot. Unters., I, S. 310 ff.

fernung von der Peripherie der Krone bilden können. So fand ich beispielsweise bei *Araucaria excelsa* noch in der Entfernung eines Meters von der Peripherie der Krone Sprossbildung. Die Intensität des Lichtes an der inneren Grenze der Sprossbildung betrug $^1/_{10}$ $[I\,(\text{max}) = 0{\cdot}145]$. Doch kommt es, wie wir oben (S. 671) gesehen haben, auch bei tropischen Bäumen *(Cynometra ramiflora)* vor, dass von den angelegten Knospen in Folge der Tiefe des Baumschattens in der Regel nur die äusserste, also genau in der Peripherie der Baumkrone gelegene Knospe zur Sprossbildung herangezogen wird.

Aus dieser Darstellung ergibt sich, dass mit der Weiterentwicklung der Laubmassen für jedes Holzgewächs ein Zeitpunkt eintreten muss, in welchem die Knospen nicht mehr Licht genug von aussen empfangen, um sich zu Sprossen entwickeln zu können. Solche ungenügend beleuchtete Knospen verkümmern entweder oder gehen in einen Ruhezustand über und können unter günstigen Beleuchtungverhältnissen Sprosse bilden, beispielsweise wenn durch Aussägung oder Abbruch von Ästen das Licht reichlicher in die Krone eintritt.[1]

2. Eine grosse Zahl von Holzgewächsen, besonders solche mit decussirter Blattordnung, schliesst den Spross mit einer Blüthe oder mit einem Blüthenstand ab, z. B. die meisten Ahorne, wodurch selbstverständlich eine Einschränkung der Verzweigung erfolgen muss.

---

[1] Über die Bedeutung des Lichtes für die Sprossentwicklung aus Laubknospen habe ich, und zwar sowohl mit Rücksicht auf sommergrüne, als immergrüne Gewächse schon in den Phot. Unters., I, S. 310 ff. und S. 349 mich ausgesprochen. Ein Jahr später hat Jost eine sehr interessante Arbeit über den Einfluss der Beleuchtung auf die Entwicklung der Rothbuche veröffentlicht (Ber. der Deutschen Botan. Gesellsch., 1894, S. 188 ff.), worin gezeigt wird, dass die Knospen der Rothbuche durch das Licht eine allgemeine Wachsthumsförderung, im Finstern hingegen eine allgemeine Wachsthumshemmung erfahren, und dass die am Lichte treibenden Knospen eine hemmende Wirkung auf die im Dunkeln sich befindlichen ausüben.

Die von Jost aufgefundene Begünstigung der Laubknospenentwicklung durch das Licht ist ein Fall der oben (S. 687) genannten Erscheinung der »Phototrophie«.

3. Unabhängig von dieser terminalen Blüthen- oder Blüthenstandsbildung tritt bei Holzgewächsen mit decussirter Blattordnung nach N. J. C. Müller[1] ein Abstossen des Zweigendes ein, wodurch selbstverständlich derselbe Effect, nämlich Reduction der Verzweigung hervorgerufen werden muss. (Es wäre dies ein Fall der unten (5) genannten »Absprünge«.)

4. Partielle Sympodienbildung bei Holzgewächsen ist eine lange bekannte Erscheinung. Durch neuere Untersuchungen ist die Häufigkeit dieser Erscheinung nachgewiesen worden, und ich habe dieselbe auch bei tropischen Holzgewächsen oft beobachtet. Die Ursachen dieser häufigen Erscheinung hat man aber ebenso wenig beachtet wie die biologische Bedeutung derselben. In Betreff der ersteren habe ich bei einer früheren Gelegenheit mich ausgesprochen,[2] hinsichtlich der letzteren nehme ich an, dass dieselbe vorzugsweise darin besteht, zur Einschränkung der seitlichen Sprossbildungen beizutragen. Wenn ein Spross einer Linde sich durch Wachsthum verlängert, so setzt im zweiten Jahre eine Axillarknospe denselben fort, und so Jahr um Jahr, so dass beispielsweise ein zehnjähriger Spross einem Monopodium gleicht und einem solchen physiologisch gleichwerthig ist, obgleich an seinem Aufbau die Anlagen von neun Seitensprossen Antheil genommen haben. Würde der Spross sich factisch monopodial entwickelt haben, so hätte er, wenn alle in den aufeinanderfolgenden Vegetationsperioden zuletzt zur Entwicklung gekommenen Axillarknospen Sprosse geliefert hätten, neun Seitenzweige mehr, als factisch vorhanden sind, geliefert. Diese neun Seitenzweige wurden durch die Sympodialbildung eliminirt. Ein gleiches gilt für jeden Seitenzweig einer Linde und für alle (partiell) sympodial sich entwickelnden Laubsprosse. Man darf deshalb sagen, dass die sympodiale Sprossbildung zu der an verzweigten Holzgewächsen regelmässig auftretenden Einschränkung der seitlichen Verzweigung beiträgt.

N. J. C. Müller spricht (l. c. S. 497 und 505) von einer Art von Zweigreduction in Folge »Zusammenfliessens eines Seitentriebes mit dem Haupttriebe«, wobei ein Seitentrieb die Stelle

[1] L. c. S. 502.

[2] Botan. Zeitg., 1889, S. 1 ff. und Biologie, Wien 1889, S. 54 ff.

des Haupttriebes übernimmt. So z. B. bei Eichen (l. c. Fig. 80) und Fichten (Fig. 81). Nach der Beschreibung und nach den Abbildungen handelt es sich aber hier nicht um die eben beschriebene, durch Substitution der Terminalknospe durch eine Axillarknospe vermittelte Sympodialbildung der Sprosse. sondern um das Absterben terminaler Sprosse, welche durch Axillarsprosse substituirt werden, so dass hierdurch auch eine sympodiale Bildung zu Stande kommt.

5. Die organische Ablösung verholzter Äste, dem Forstmanne als »Absprünge« bekannt, trägt begreiflicherweise gleichfalls zur Verminderung der schon ausgebildeten Zweige der Holzgewächse bei. Absprünge wurden bisher bei Kiefern, Eichen, Ulmen, Wallnuss, Bergahorn, Weiden und Traubenkirschen beobachtet.[1] Die oben genannte, im Mai erfolgende Ablösung der mit Kätzchen versehenen Sprosse von *Salix incana* gehört gleichfalls in die Kategorie der Absprünge.

6. Von höchster Bedeutung für die Einschränkung der Verzweigung ist der Mangel an dem zur normalen Weiterentwicklung der Laubsprosse erforderlichen Lichte.

Im Punkte 1 ist schon nachgewiesen worden, dass ungenügende Beleuchtung zur Unterdrückung der Laubsprossbildung führt, indem die ungenügend beleuchteten Knospen sich nicht zu Laubsprossen entwickeln. Darum handelt es sich aber in diesem Punkte 6 nicht, sondern um die Hemmung der Weiterentwicklung eines bereits ausgebildeten Sprosses in Folge ungenügender Beleuchtung.

Jedes Holzgewächs, überhaupt jede Pflanze ist auf eine innerhalb bestimmter Grenzen constante Lichtstärke angewiesen und wird bei einem Optimum der Beleuchtung am besten gedeihen, wobei aber daran erinnert werden muss, dass dieses Optimum je nach den anderen Vegetationsbedingungen eine Verschiebung erfahren kann, auf welchen Gegenstand ich im nächsten Capitel noch zurückkomme.

Wird aber unter gleichbleibenden Vegetationsbedingungen dieses Optimum über- oder unterschritten, so treten häufig

[1] Hempel und Wilhelm, l. c. S. 10. Siehe auch die vorzüglichen Arbeiten v. Höhnels über »Absprünge« in Oest. forst. Versuchswesen Bd. I und II (1879).

Habitusänderungen ein; speciell bei Holzgewächsen führt sowohl starkes Überschreiten, als starkes Unterschreiten des Optimums zu Reduction, Verkümmerung, schliesslich zum Absterben der Laubsprosse.

Die Reduction und Verdornung der Zweige vieler Holzgewächse in Folge zu grosser Lichtintensität ist eine ganz allgemein bekannte Erscheinung. Dass sich aber in Folge zu geringer Lichtstärke ein frühzeitiger Schluss der Terminalknospen einstellt, ist meines Wissens bisher nicht beobachtet worden, obgleich diese Erscheinung ausserordentlich häufig vorkommt.

Die Mehrzahl unserer Holzgewächse beendigt frühzeitig durch Knospenschluss das Wachsthum der Zweige, mancher Baum oder Strauch kurz nach der Belaubung (Buche), andere schliessen später das Zweigwachsthum ab, z. B. die Ulmen im Juni, während andere bis in den Herbst hinein, überhaupt so lange die äusseren Vegetationsbedingungen Wachsthum ermöglichen, treiben (*Sambucus*; ferner *Ampelopsis* und zahlreiche andere, aus wärmeren Ländern stammende, bei uns in Gärten cultivirte Holzgewächse).

Unter denjenigen Holzgewächsen, welche die Knospen inmitten der Vegetationsperiode schliessen, kann man die Beobachtung machen, dass dies bei den Schattensprossen früher geschieht als bei den Lichtsprossen, und dass überhaupt eine Beziehung zwischen Lichtstärke und dem Schlusse der Endknospen besteht.

Die nachfolgend mitgetheilten Daten beziehen sich auf gleich ausgebildete, aber ungleich beleuchtete Sprosse desselben Baum- oder Strauchindividuums.

Untere Grenze für die Weiterentwicklung der Terminalknospen.

			L (med)	I (max)
Fraxinus excelsior	Anfang	Mai	$^1/_3$	0·412
Acer campestre	»	»	$^1/_4$	0·314
Tilia grandifolia	»	»	$^1/_4$	0·314
Ulmus campestris	»	»	$^1/_4$	0·314
Crataegus oxyacantha	»	»	$^1/_5$	0·245
Cornus sanguinea	»	»	$^1/_8$	0·153

		L (med)	I (max)
Crataegus oxyacantha...	Anfang Juni	$^1/_8$	0·163
Evonymus verrucosus ...	» »	$^1/_9$	0·152
Cornus sanguinea	» »	$^1/_{12}$	0·114

Sinkende Lichtintensität schränkt also die Laubentfaltung ein, aber nicht in gleichem Masse, wie die auf *Crataegus* und *Cornus* bezugnehmenden, zu verschiedenen Zeiten angestellten Beobachtungen lehren. Die Frage, warum im Juni die Grenze für die Weiterentwicklung der Sprosse tiefer liegt als im Mai, ob die Ursache in der längeren Insolationsdauer oder in der höheren Temperatur der Luft gelegen ist, wird erst später erörtert werden.

Die eben besprochene Einschränkung der Laubblattbildung der Sprosse durch vermindertes Licht findet, wie wir gesehen haben, noch bei relativ hohen Lichtstärken statt. Bei diesen Lichtstärken gedeiht das Holzgewächs, da es, wie man sich leicht überzeugen kann, bei diesen Lichtintensitäten noch assimilirt.

Erst bei viel geringeren Lichtintensitäten hört die Assimilation des grünen Laubblattes auf, und damit ist seinem Dasein eine Grenze gesetzt. Das Assimilationsminimum entspricht der untersten Grenze des Lichtgenusses, welche für zahlreiche Holzgewächse oben angegeben worden ist. Hört das Blatt während seiner Entwicklung in Folge Lichtmangels zu assimiliren auf, so erreicht es nicht mehr die normale Grösse, überhaupt nicht mehr die normale Ausbildung und fristet nur kurze Zeit sein Dasein.[1]

Sprosse, welche aus Mangel an dem zur Assimilation nöthigen Lichte blattarm geworden sind, nur am Sprossende Laubblätter tragen, die sich bereits im reducirten Zustande befinden, sterben bald ab, und zwar, wie man sich leicht überzeugen kann, in Folge ungenügender Zuleitung des Bodenwassers. Die kleinen, in geringer Anzahl an der Zweigspitze

[1] Siehe hierüber auch L. Jost, Über die Abhängigkeit des Blattes von seiner Assimilationsthätigkeit, in Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 27 (1895), S. 478, Punkt 5.

befindlichen Blätter vermögen nicht mehr durch Transpiration den Saftstrom (Wasserstrom) zu unterhalten. Es trocknet ein solcher Zweig desto rascher ein, je grösser die Masse seines Zweigholzes im Vergleiche zu den zurückgebliebenen Blättern ist, indem die kahlen Äste und Zweige durch das Periderm mehr Wasser abgeben als die Blätter dieser verkümmernden Äste und Zweige nachzusaugen vermögen. Im feuchtwarmen Tropengebiete vermodern solche blattarm gewordene Sprosse, was übrigens auch bei uns in feuchten Auen, im feuchten finsteren Waldschatten, überhaupt dort der Fall ist, wo die Transpiration der Bäume oder Sträucher durch äussere Verhältnisse stark hinabgedrückt ist. Es scheint, als würde diese Vermoderung der in Folge ungenügender Beleuchtung blattarm gewordenen Zweige durch die Unterdrückung der Saftleitung befördert oder verursacht werden. Thatsache ist, dass solche bis auf die Sprossspitze hohl gewordenen Äste entweder verdorren oder vermodern.

Aus dieser Darstellung ist ersichtlich, dass die für die Weiterentwicklung der Holzgewächse unbedingt erforderliche Einschränkung der Belaubung und Verzweigung ein complicirtes Phänomen ist, bei dessen Zustandekommen theils äussere Ursachen, namentlich ungenügende Beleuchtung, wirken, theils in der Organisation wurzelnde, wenn auch durch äussere Einflüsse inducirte Ursachen (Sympodienbildung, Abstossung von Inflorescenzen) sich betheiligen.

Aus dieser Zusammenfassung der Beobachtungsresultate ist auch zu ersehen, dass die Zweigreduction zum Theil durch directe Wirksamkeit äusserer Kräfte hervorgerufen wird, zum Theil auf inducirte, erblich gewordene Ursachen zurückzuführen ist.

Am Schlusse dieses Capitels möchte ich noch einige Bemerkungen über das innerhalb der Krone verschiedener Bäume sich einstellende Assimilationsminimum dem früher hierüber schon Gesagten anfügen, auf Grund von Untersuchungen, welche ich in Gemeinschaft mit Herrn Dr. Linsbauer im Juni an sonnigen Tagen ausgeführt habe. Unter Assimilationsminimum verstehe ich hier die geringste Licht-

intensität, bei welcher eben noch Kohlensäure und Wasser im Chlorophyllkorn in Stärke umgewandelt wird.

Zum Nachweis der Stärkebildung durch Assimilation der Kohlensäure und des Wassers im Lichte bedienten wir uns der bekannten vortrefflichen Sachs'schen Methode. Die zu untersuchenden Blätter wurden zuerst in Wasser gekocht, dann bis zur Entfärbung mit heissem Alkohol behandelt und schliesslich mit Jodtinctur gefärbt, wobei die etwa gebildete Stärke durch Blaufärbung sich zu erkennen gab.

Bei *Fagus silvatica* und anderen dichtbelaubten Bäumen zeigt es sich, dass die dem Helligkeitsminimum des Innenlichtes ausgesetzten Blätter, also die Blätter, welche im Inneren der Krone sich befinden, nicht oder nur spurenweise assimiliren. Die in der angegeben Weise behandelten Blätter sind ockergelb bis hellbraun, hin und wieder nur zeigt sich eine Spur von Stärke. Die in der Peripherie der Krone befindlichen Blätter bilden in den späteren Vormittagstunden im Sonnenlichte [$L = {}^1/_{1\cdot 2}$; I(max) = 1·083] reichlich Stärke. Dass bei dem Mittagsminimum [L(min) = ${}^1/_{85}$; I = 0·015] doch noch eine Spur von Stärke gebildet werden kann, konnten wir durch die Sachs'sche Jodprobe constatiren. Hingegen liess sich ein Unterschied im Assimilationsgrad zwischen den äussersten Blättern der Krone ($L = {}^1/_{1\cdot 2}$) und tiefer gelegenen, durch starkes diffuses und geschwächtes Sonnenlicht beleuchteten Blättern, deren Lichtgenuss ${}^1/_{2\cdot 4}$ [I (max) = 0·541] betrug, nicht constatiren.

Liriodendron tulipifera zeigte ein anderes Verhalten. Hier fand sich schon an einem sonnigen Morgen im Juni um 8^h a. m. in einer mittleren Partie der Baumkrone [$L = {}^1/_{4\cdot 8}$; I(max) = 0·270] reichliche Stärkebildung, welche von hier an nach der Peripherie [$L = {}^1/_{1\cdot 2}$; I(max) = 1·083] geringer wurde und nach innen [$L = {}^1/_{8\cdot 4}$; I(max) = 0·154] völlig erlosch. Mittags trat das Stärkemaximum noch viel deutlicher hervor. In der Peripherie der Krone [$L = {}^1/_{1\cdot 1}$; I(max) = 1·181] war Mittags Stärke gebildet worden, desgleichen im Beleuchtungsminimum [$L = {}^1/_9$; I(max) = 0·144], hier sogar etwas mehr als in der Peripherie.

Ein dritter Typus ist durch *Ailanthus glandulosa* repräsentirt. Hier fanden wir die grösste Stärkemenge in den

peripheren Sonnenblättern [$L = {}^{1}/_{1\cdot 2}$; I(max) = 1·083]. Von hier nahm die Stärkemenge nach dem Inneren der Krone immer mehr und mehr ab. Im Beleuchtungsminimum war Morgens (8^h) keine Spur von Stärke zu finden, während zu gleicher Zeit in der Peripherie sich bereits reichlich Stärke nachweisen liess. Mittags war das Maximum der Stärkebildung wieder in der Peripherie, das Minimum im Inneren der Krone; hierselbst war ein kleines Quantum von Stärke erkennbar. Am Abend fand sich wieder dasselbe Verhältniss, aber mit dem Unterschiede, dass in allen Regionen der Laubkrone die Stärkemenge zugenommen hatte.

Endlich *Betula alba*. Diese war in ihrem Verhalten von allen übrigen verschieden. In der frühen Morgenstunde war in keiner Partie der Laubkrone mehr als eine Spur Stärke zu finden. Mittags erschien Stärke in allen Schichten der Laubkrone. Abends war die Stärkemenge gestiegen. Ein deutlicher oder gar grober Unterschied in der Stärkemenge je nach der Lage des Blattes innerhalb der Krone, wie etwa bei *Liriodendron*, war nicht zu bemerken.

Bei der Birke wird also ein Assimilationsminimum nicht erreicht. Die Zweigreduction wird mithin, soweit sie vom Lichte abhängig ist, bei der Birke wahrscheinlich bloss durch frühe Einschränkung der Laubbildung hervorgerufen. Da die Laubbildung frühzeitig eingeschränkt wird, kommt es bei solchen Bäumen nicht zu einer so tiefen Überschattung der Zweige, welche den Eintritt eines Assimilationsminimums zur Folge haben müsste.

Eine solche Vereinfachung der Zweigreduction kann nur bei schütterbelaubten Gewächsen vorkommen. Es müssen sich aber nicht alle schütterbelaubten Holzgewächse in derselben Weise verhalten, wie *Liriodendron* lehrt.

Diese wenigen Beobachtungen über die Beziehung der Lichtintensität zur Assimilation mögen zu weiteren Untersuchungen über diesen ebenso interessanten als in physiologischer Beziehung wichtigen Gegenstand anregen.

Noch möchte ich erwähnen, dass jene Laubblätter, welche in Folge zu geringer Beleuchtung nicht mehr oder nur in sehr schwachem Grade assimiliren, nach Sommerregen rasch

vergilben und sich organisch ablösen. Hiedurch werden bei sehr dichtbelaubten Rosskastanien und anderen Bäumen im Inneren der Baumkrone nicht selten schon im Monate Juni kleine Äste gänzlich blattlos. Da solche frühzeitig blattlos gewordene Äste der Gefahr der Vertrocknung ausgesetzt sind und thatsächlich auch vertrocknen, so ist zu ersehen, dass auch die Entlaubung solcher schwach beleuchteter Äste zur Zweigreduction der Holzgewächse beiträgt.

Siebentes Capitel.

Discussion einiger Beobachtungsergebnisse.

Die in den früheren Capiteln mitgetheilten Untersuchungen haben unter Anderem zu dem Ergebniss geführt, dass selbst eine und dieselbe Pflanzenart innerhalb oft weit gezogener Grenzen der Lichtintensität gedeiht und dass je nach dem Vorkommen rücksichtlich der geographischen Breite, der Seehöhe, und nach dem Zeitabschnitt, in welchem die betreffende Pflanze sich entwickelt, beträchtliche Unterschiede in Bezug auf den specifischen Lichtgenuss (L) sich ergeben.

Es kann nun gewiss nicht auffallen, dass die Pflanze nicht etwa bei einem ganz constanten Werthe von L gedeiht, sondern dass ihre Anpassungsfähigkeit, vielleicht auch der verschiedene Anspruch, den die einzelnen photochemischen oder photomechanischen Lebensprocesse dieser Pflanze an die Lichtintensität stellen, bedingen, dass der specifische Lichtgenuss ebenso innerhalb bestimmter Grenzen der Lichtintensität gebannt ist, wie wir ja auch durchaus finden, dass jede Pflanze innerhalb bestimmter Temperaturgrenzen gedeiht.

Diese Thatsache ist also selbstverständlich; um was es sich aber hier handelt, ist die durch zahlreiche im Vorhergehenden mitgetheilte Daten erhärtete Thatsache, dass der Werth von L für eine bestimmte Pflanze überhaupt nach Standort und Vegetationszeit veränderlich ist, dass nämlich die Cardinalpunkte der Lichtintensität eine Verschiebung erfahren.

Der »specifische Lichtgenuss« (L) ist, wie sich von selbst versteht, ein Relativwerth, wie ja aus den Daten über die demselben zu Grunde liegenden, direct bestimmten Intensitäten

hervorgeht, welche im Vorhergehenden den für L gefundenen Zahlen beigesetzt werden.

Es wird nun zunächst zu prüfen sein, ob die Verschiebung der Grenzwerthe von L für eine bestimmte Pflanze bei Änderung der geographischen Breite, der Seehöhe und der Zeit innerhalb der Vegetationsperiode nur eine scheinbare ist, nämlich bei Umrechnung von L auf Intensitäten die Grenzwerthe sich als unverändert geblieben darstellen.

Ein Beispiel möge die Berechtigung dieser Erwägung verdeutlichen.

Wenn beispielsweise eine Pflanze in einem und demselben Gebiete, (bei bestimmter geographischer Breite und bestimmter Seehöhe) im März bei $L = {}^1/_2$ und im Juni bei $L = {}^1/_3$ gedeiht, so ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass beide Werthe, auf gleiche Intensitäten gebracht, sich als identisch erweisen. Hätte man die durchschnittliche, für die betreffende Pflanze erforderliche chemische Intensität sowohl für März als für Juni $= 0 \cdot 5$ gefunden, so würde, selbstverständlich unter der Voraussetzung, dass das Verhältniss dieser durchschnittlichen chemischen Intensitäten auch das Verhältniss der Lichtintensitäten überhaupt ausdrückte, die betreffende Pflanze sowohl im März, als im Juni einer durchschnittlich gleichen Intensität ausgesetzt gewesen sein, und man könnte annehmen, dass die durchschnittliche Lichtintensität das für den factischen Lichtgenuss massgebende Moment sei. Falls die gemachte Annahme an den Beobachtungen keine Stütze fände, so wäre weiter nachzusehen, ob nicht die Maxima der beobachteten Intensität zur Identificirung der ungleichen Werthe von L führen.

Vergleicht man aber die Werthe von L, welche bezüglich einer bestimmten Pflanze für verschiedene Zeiten und verschiedene Orte sich ergeben, so findet man, dass jene Fälle, in welchen erhöhte Lichtintensität die Werthe von L zum Ausgleich bringen, nicht vorkommen, es sich hingegen als Regel herausstellt, dass mit dem Fortschreiten der Jahreszeit vom Frühling zum Sommer, mit dem Übergang einer Pflanze aus höheren Breiten in niedere, mit dem Herabsteigen einer Pflanze aus hoher Lage in eine niedrigere, die unteren Grenzwerthe der

Intensität zu rasch abfallen, als dass sie auf die Gleichheit der unteren Grenzwerthe von *I* hinweisen könnten.

Die nähere Betrachtung einiger specieller Fälle wird die factische Ungleichheit der unteren Grenzwerthe der Lichtintensität darlegen.

Für *Lamium purpureum*, bei welcher Pflanze anfangs April das Minimum von *L* bis $^1/_2$ reicht, Ende Mai auf $^1/_{3\cdot5}$ sinkt, ist es allerdings von vorneherein nicht unmöglich, dass beide Grenzwerthe, auf die entsprechenden Intensitäten umgerechnet, sich als gleich ergeben, d. h., dass bei demselben Intensitätsminimum sowohl anfangs April, als Ende Mai die normale Entwicklungsfähigkeit dieser Pflanze erlischt.[1] Allein für *Bellis perennis* (siehe oben S. 636), oder *Taraxacum officinale* (siehe oben S. 636), wo vom April zum Juni der untere Grenzwerth des specifischen Lichtgenusses bis unter die Hälfte, beziehungsweise auf ein Drittel sinkt, lässt sich die Annahme einer Intensitätsgleichheit dieser Minimumwerthe nicht mehr aufrecht erhalten. Es wurden allerdings nur chemische Intensitäten gemessen. Aber die ausserordentlich grossen, in der zu vergleichenden Zeit erhaltenen Differenzen der Intensitätswerthe, lassen annehmen, dass auch die Unterschiede in den absoluten Intensitäten weitaus zu gross sind, um die gemachte Annahme zu rechtfertigen.

Ich sehe von *Lamium* ab, denn dieser Specialfall wird durch die beiden anderen klaren Fälle gegenstandslos. Berechnet man aus den beobachteten Intensitäten die unteren Grenzwerthe für *L* (med), so ergibt sich, wie oben (S. 636) schon gesagt wurde, für *Bellis* im April 0·235, im Juni 0·112, für *Taraxacum* im April 0·106, im Mai—Juni 0·05.

Diese Unterschiede sind so gross, dass die Annahme, die absoluten Intensitätswerthe könnten in den verschiedenen

---

[1] Dem im April für *Lamium purpureum* gefundenem Werthe von *L* entspricht die chemische Lichtintensität 0·489, dem Ende Mai gefundenen Werthe von *L* die chemische Lichtintensität 0·428. Es entspricht somit auch dieser Fall der allgemeinen Regel, dass der untere Grenzwerth für *J* vom Frühling zum Sommer abnimmt; aber die Unterschiede in den beobachteten Intensitäten sind in Anbetracht der Unvollkommenheit der Methode zu gering, um zur Lösung der discutirten Frage herangezogen werden zu können.

Beobachtungszeiten gleich sein, vollkommen ausgeschlossen erscheint. Aus den zahlreichen, oben mitgetheilten Daten über die Werthe von L und J lässt sich das Gleiche ableiten und man kommt zu folgendem Ergebniss:

Ob man die Werthe für den Lichtgenuss einer bestimmten Pflanze durch die beobachtete maximale oder durch die berechneten mittleren Intensitäten ausdrückt, stets findet man, dass die Lichtintensität als allein massgebender Factor des Lichtbedarfs der Pflanze nicht angesehen werden darf.

Es ist nun weiter zu prüfen, ob der Lichtbedarf einer Pflanze nicht von einer bestimmten Lichtmenge (Lichtsumme) abhängig sei. Wenn also beispielsweise die untere Grenze von L für *Bellis perennis* im April $^1/_2$, im Mai $^1/_{3\cdot 3}$ beträgt (siehe oben S. 636), so könnte sich die Verringerung von L im Mai daraus erklären, dass im Mai nicht nur die Lichtintensität, sondern auch die Beleuchtungszeit eine grössere geworden ist und die für Mai berechnete Lichtmenge einen Werth ergibt, welcher dem für April berechneten gleicht. In diesem Falle wären die beiden Werthe für L: $^1/_2$ und $^1/_{3\cdot 3}$ nichts Anderes als der Ausdruck für die gleiche Lichtsumme.

Die Bestimmung der Lichtsumme ist unter Zugrundelegung der Roscoe'schen Integrationsmethode möglich, auf deren Anwendung für pflanzenphysiologische Zwecke ich schon im ersten Theile meiner Photometrischen Untersuchungen hingewiesen habe.[1] Diese Methode besteht darin, dass man in ein Coordinatensystem Zeit und beobachtete Intensitäten einzeichnet und auf diese Art den Gang der Intensität in Form einer Curve zeichnet. Die von der Abscisse (Zeit) und der Intensitätscurve umschlossene Fläche ist ein Mass der Lichtmenge (Lichtsumme), welche nach Roscoe als Bruchtheil einer Rechtecksfläche berechnet wird, deren Basis = 24 Stunden, deren Höhe = 1 (Intensität = 1) angenommen wird, welche Fläche man = 1000 setzt. Jede der vier dieser Abhandlung beigegebenen Curventafeln enthält die Lichtmengen für das gesammte Tageslicht, beziehungsweise für den Lichtgenuss bestimmter Pflanzen.

[1] L. c. S. 324.

Ich habe im Laufe der Jahre zahlreiche derartige auf den Lichtgenuss der Pflanze bezugnehmende Lichtsummenbestimmungen vorgenommen, auf die ich aber hier nur so weit eingehe, als es die Erledigung der gestellten Frage erfordert. Ich will nur bemerken, dass man die mittleren täglichen Lichtsummen oder die Lichtmengen, welche sich auf eine andere Zeitperiode beziehen, auch erhält, wenn man die aus den Beobachtungen berechneten mittleren Intensitäten mit der Lichtzeit multiplicirt. Die von mir mit wenig empfindlichen Photometern direct ausgeführten Lichtsummenbestimmungen haben weniger befriedigende Resultate ergeben.

Ich will nun zunächst an dem in diesem Capitel schon benützten Beispiel, den Lichtgenuss von *Taraxacum officinale* betreffend, zeigen, dass die correspondirenden Werthe von L (für April: $^1/_4$; für Mai—Juni: $^1/_{12}$) durchaus nicht auf gleiche Lichtsummen, welche in jedem der beiden Fälle zur Ausbildung dieser Pflanze erforderlich wären, hinweisen.

Berechnet man aus den beobachteten mittleren Tagesintensitäten und der Lichtzeit die Lichtsumme für April, beziehungsweise Mai—Juni, so erhält man

für $L = {^1/_4}$ die Tageslichtsumme 86·6
» $L = {^1/_{12}}$ » » 48·0

Hieraus ergibt sich, dass *Taraxacum officinale* im April eine beträchtlich grössere Lichtsumme erhält als in der Periode Mai—Juni.

Zahlreiche auf andere Pflanzen bezugnehmende Beobachtungen und Berechnungen haben zu dem gleichen Resultate geführt, dass eine und dieselbe Pflanze in verschiedenen Abschnitten der Vegetationsperiode verschiedene Lichtsummen erhält, gleich wie sie in diesen verschiedenen Zeitabschnitten ungleichen Lichtintensitäten ausgesetzt ist.[1]

[1] Es lassen sich aus den oben mitgetheilten Daten die täglichen Lichtsummen für die betreffenden Pflanzen leicht berechnen, wie ich hier an einem Beispiel (*Bellis perennis*, siehe oben S. 636) zeigen will. L reicht bei dieser Pflanze im April bis $^1/_2$, im Mai bis $^1/_{3\cdot3}$, im Juni bis $^1/_{5\cdot4}$. Die mittleren täglichen Lichtintensitäten betrugen an dem Standort der *Bellis* im April 0·235,

Die bisher discutirten Fälle des Lichtgenusses legen den Gedanken nahe, zu prüfen, ob nicht eine Änderung des Lichtgenusses der Pflanzen durch die Temperatur der Medien, in welchen die Pflanzen sich befinden, namentlich der Temperatur des Mediums, in welchem die lichtempfangenden Organe sich ausbreiten, hervorgerufen wird. Denn bis jetzt hat sich herausgestellt, und alle im dritten Capitel angeführten Fälle bestätigen dies, dass mit dem Steigen der Lufttemperatur der Lichtgenuss, und wir dürfen wohl sagen, der Lichtbedarf, abnimmt.

Zur Gewissheit wird diese Beziehung durch folgende zwei Fälle, von denen der eine den Lichtgenuss einer bestimmten Pflanze in verschiedenen Seehöhen, der andere den Lichtgenuss einer und derselben Pflanze in verschiedener geographischer Breite betrifft.

Wie oben (S. 636) mitgetheilt wurde, so kommt *Corydalis cava* im Hügellande gedeckt im unbelaubten oder im Beginne der Belaubung sich befindenden Walde vor bei maximalen Lichtintensitäten von 0·25—0·40 ($L = {}^1/_2 - {}^1/_4$), während sie in der subalpinen Region frei exponirt, einer maximalen Lichtstärke von ?—0·647 ausgesetzt ist bei einem Lichtgenuss $= {}^1/_{1\cdot 2}$. Hier haben wir den Fall vor uns, wo eine Pflanze in Folge der beträchtlichen Erhebung ihres Standortes über die Meeresfläche einer gesteigerten Lichtintensität ausgesetzt ist. Unter sonst gleichen Verhältnissen müsste die Pflanze, falls sich der Lichtgenuss nach der Lichtstärke richten würde, in der sub-

---

im Mai 0·174, im Juni 0·112. Da nun die mittlere Tageslänge (in Wien) im April 817, im Mai 905 und im Juni 952 Minuten beträgt, so ergibt sich für:

den Lichtgenuss	von	*Bellis*	im	April	die	Lichtsumme	191·9
»	»	»	»	Mai	»	»	157·4
»	»	»	»	Juni	»	»	106·7

Diese Lichtsummen lassen sich leicht auf die oben angeführten Roscoe'sche Lichtsummenwerthe umrechnen. Für die hier vorgenommene Discussion hätte eine solche Umrechnung aber keinen Zweck.

Meine anderweitigen, zum Zwecke der Bestimmung von Lichtsummen ausgeführten Messungen und Berechnungen lasse ich hier bei Seite, da die betreffenden Untersuchungen zur Klärung der in dieser Abhandlung zur Sprache kommenden Frage nur so viel beitragen, als im obigen Texte bereits mitgetheilt wurde.

alpinen Region eine gedecktere Lage als in der Ebene oder im Hügellande aufsuchen.

Dass sich die Sache gerade umgekehrt verhält, kann wohl nur darin seinen Grund haben, dass *Corydalis cava* in Folge ihres relativ kalten Standortes die stärkere Beleuchtung aufsucht, damit ihre Organe durch das Licht jene Wärme empfangen, welche zu ihrem Gedeihen erforderlich ist, die ihr aber von jenen Medien, in denen sie ihre Organe ausbreitet, nicht in ausreichendem Masse geliefert wird.

Dass *Corydalis cava* um Hohenberg einer niedrigeren Temperatur ausgesetzt ist als zur gleichen Zeit in der Umgebung von Wien, geht aus folgenden Daten hervor, welche ich der Gefälligkeit meines hochverehrten Herrn Collegen Hofrath J. Hann verdanke. Über die Temperatur von Hohenberg liegen allerdings keine Beobachtungen vor, aber die Lage und Seehöhe des in der Nähe von Hohenberg gelegenen Guttenstein, welches genau so hoch liegt als mein Beobachtungsort in Hohenberg, erlaubt es, die mittleren Temperaturen beider Orte als gleich anzunehmen. Der Vergleich von Wien (Umgebung) und Hohenberg (beziehungsweise Guttenstein) ergibt:

	Tagesmittel	Mittleres Maximum
Wien, 220 *m*, 10.—20. April	9·4° C.	14·4° C.
Hohenberg, 500 *m*, 10.—20. April	7·1	12·1

Der zweite Fall betrifft die cosmopolitische *Poa annua*,[1] welche ich in Wien und Cairo vergleichend studirte (siehe oben S. 642—644). Anfangs März ist der Minimumwerth von L für die Pflanze in Wien $^1/_3$, in Cairo hingegen $^1/_{11}$. Wenn in Wien jene Sonnenhöhe zu Mittag erreicht wird, welche anfangs März

[1] Da von *Poa annua* mehrere Varietäten angeführt werden, so war mir daran gelegen, zu erfahren, ob die von mir in Cairo beobachtete Pflanze mit der in der Umgebung von Wien gewöhnlich vorkommenden identisch ist oder ob hier nicht zwei verschiedene Varietäten vorliegen. Um hierüber ins Klare zu kommen, habe ich die von mir in Cairo gesammelte Pflanze an den derzeit hervorragendsten Agrostologen, Herrn Prof. Hackel in St. Pölten, mit der Bitte um genaue Bestimmung gesendet. Herr Prof. Hackel theilt mir nun brieflich mit, dass die übersendete Pflanze eine auch in Mittel- und Südeuropa vorkommende flaumig-spelzige Form der typischen *Poa annua* ist, welche neben der kahlen Form auch bei uns allenthalben vorkommt. Wie Herr Prof. Hackel

in Cairo herrscht, d. i. Mitte April,[1] so ist *Poa annua* hier (Umgebung von Wien) nur auf Standorten zu finden, auf welchen sie im äussersten Falle den siebenten Theil des allgemeinen Tageslichtes empfängt. Aber nicht nur die Werthe von L, sondern auch die Werthe von I sind für beide Beobachtungsorte, auch zur Zeit gleicher mittäglicher Sonnenhöhe, verschieden. Die Mittel der unteren Grenzwerthe von I (max) für Wien und Cairo (0·157, beziehungsweise 0·075) verhalten sich zu einander beiläufig wie 2 : 1.

Die Analogie dieses Falles mit dem vorher erörterten ist wohl sehr augenfällig. So wie *Corydalis cava* beim Aufstieg aus dem Hügellande in die subalpine Region seinen Lichtgenuss ändert, so auch *Poa annua* beim Übergang aus der subtropischen in die gemässigte Zone. Aus der Intensität des Lichtes ist der sehr auffällige Unterschied im Lichtgenuss dieser beiden Pflanzen nicht zu erklären. In beiden Fällen wird nämlich der Lichtgenuss mit dem Übertritt in ein anderes Vegetationsgebiet verändert: in dem einen Fall, beim Übergang aus der Ebene ins Hochgebirge, nimmt die absolute Lichtintensität zu, im andern Falle, beim Übergang aus der subtropischen in die gemässigte Zone, ab. Es gibt auch hier keine andere Erklärung als im früheren, *Corydalis cava* betreffenden Fall: der Lichtgenuss der *Poa annua* ist zur Zeit gleichen Sonnenstandes in Cairo geringer als in Wien, weil die Temperatur zu dieser Zeit in Cairo höher ist als in Wien.[2]

---

weiter schreibt, scheint im nordischen Gebiete die kahle Form vorzuherrschen sie wurde aber auch in Brasilien, Algier und Griechenland beobachtet.

Meine Beobachtungen beziehen sich sowohl auf die kahle, als auf die behaart-spelzige Form der typischen *Poa*. Einen Unterschied im Lichtgenusse beider konnte ich bisher nicht nachweisen.

[1] In Cairo beträgt am 3. März zu Mittag die Sonnenhöhe 53°18′, in Wien am 20. April zu Mittag 53°21′.

[2] Nach gefälligen Mittheilungen des Herrn Hofrathes Hann ist die mittlere Temperatur am 3. März in Cairo 14·4 und das mittlere Maximum 21·5, hingegen ist die mittlere Temperatur in Wien für den 19. und 20. April (vergl. die Anmerkung 1) 10·4° C. und das mittlere Maximum 16·2° C. Es ergibt sich somit für gleiche Mittagssonnenhöhe ein Unterschied von

	Mittlere Temperatur	Mittleres Maximum
Cairo — Wien	4·1° C.	5·3° C.

Das Sinken der Werthe von L und I mit zunehmender Temperatur der Luft und überhaupt der Medien, in welchen die Pflanzenorgane sich ausbreiten, bezieht sich nicht nur auf die Entwicklung ganzer Pflanzen, sondern auch auf die Entwicklung von Sprossen, wie die auf S. 691 vorgeführten Beobachtungen lehren. Es wurde gezeigt, dass die Holzgewächse mit periodischer Entwicklung des Laubsprosses ihre Endknospen schliessen, wenn das dieselben bestrahlende Licht ein bestimmtes Minimum erreicht hat. Sonst gleiche Sprosse eines und desselben derartigen Laubgewächses schliessen ihre Endknospen früher, wenn sie im constanten Schatten sich befinden, als solche, welche der Sonnenwirkung ausgesetzt sind. Die Sprosse dieser Holzgewächse schliessen im Hochsommer (also bei im Ganzen höheren Temperaturen) ihre Schattentriebe bei niedrigeren Lichtintensitäten als im Frühlinge. Wird ein Spross eines solchen Holzgewächses schon im Frühlinge durch andere Sprosse überschattet, so kann derselbe sich vielleicht aus Mangel an dem nöthigen Licht nicht mehr weiter entwickeln, während, wenn derselbe Spross unter die gleichen Lichtverhältnisse im Hochsommer gekommen wäre, er sich vielleicht noch weiter entwickelt hätte. So erlischt für *Cornus sanguinea* in Wien die Entwicklungsfähigkeit des Laubsprosses im Mai schon bei 0·153, während sie im Juni noch bis 0·114 reicht. Wenn also z. B. Sprosse dieses Strauches durch Überschattung im Mai eine maximale Lichtintensität von 0·140 ausgesetzt sind, so entwickeln sie sich nicht weiter, während, wenn sie im Juni durch Überschattung ein Licht dieser Intensität empfangen, sie noch weiter sich zu entwickeln befähigt sind. —

Es ist schon gesagt worden, dass der specifische Lichtgenuss, in der Form $L = \iota/I$ ausgedrückt, nur ein Relativwerth ist, nämlich bloss das Verhältniss der Gesammtintensität des totalen Tageslichtes zur Gesammtintensität des auf die Pflanze fallenden Lichtes ausdrückt.

Die Zurückführung dieses relativen specifischen Lichtgenusses auf absolute Werthe wäre im hohen Grade wünschenswerth. Da es aber derzeit eine Sache der Unmöglichkeit ist, die absolute Intensität der in der Pflanze wirksamen Strahlen in Vergleich zu setzen mit der absoluten Intensität der gleichen

Strahlengattungen des Gesammtlichtes, so entsteht die Frage, ob es nicht wenigstens gelingen könne, L durch die Gesammtintensität der Sonnenstrahlung zum Ausdrucke zu bringen.

Die Berechnung der Gesammtintensität des Sonnenlichtes aus dem Sinus der jeweiligen Sonnenhöhe hat gar keinen Werth, da die Gesammtintensität der Sonnenstrahlung durch die Atmosphäre in einer tiefgreifenden Weise verändert wird. Durch die Untersuchungen von Pouillet, Angot, Langley u. A. sind die Verhältnisse der Gesammtstrahlung an verschiedenen Punkten der Erde soweit geklärt, dass es gelingt, annäherungsweise die einzelnen Werthe für bestimmte Erdpunkte zu ermitteln, und dies gäbe ein Mittel an die Hand, die Werthe von L für den ganzen Verbreitungsbezirk einer Pflanze annäherungsweise in Calorien auszudrücken.

Ich sehe von einer Umrechnung aller hier vorgebrachten Werthe von L in Calorien ab und begnüge mich damit, an einem Beispiele den Gedanken, den Lichtgenuss einer Pflanze durch die Gesammtintensität der Strahlung auszudrücken, zu veranschaulichen, ein Gedanke, der vielleicht später bei monographischer Bearbeitung des Lichtgenusses bestimmter Pflanzen oder Pflanzengruppen zur Ausführung gelangen könnte.

Ich wähle als Beispiel *Poa annua*, welche ich anfangs März (1892, 1893, 1895) in Wien und (1894) in Cairo beobachtet habe. Das (mittlere) Minimum von L für diese Pflanze ist in der genannten Zeit in Wien $^1/_3$, in Cairo $^1/_{11}$. Zur Zeit, wenn in Wien derselbe mittägliche Sonnenstand erreicht ist, wie in Cairo anfangs März, d. i. Mitte April, ist in Wien für diese Pflanze L (min) $= {}^1/_7$.

Geht man von den von A. Angot mit dem Transmissionscoëfficienten 0·7 für die verschiedenen Breitegrade und Jahreszeiten berechneten relativen Werthen der täglichen Wärmestrahlung aus, so erhält man durch graphische Interpolation und Reduction auf die Solarconstante Langley's (d. i. 3 Calorien pro cm^2 und Minute): Wärmemenge, welche die Sonne an einem ganz heiteren Tag anfangs März der Erde in der Breite von Cairo zusendet, 586 (kleine) Calorien, gleichzeitig in der

Breite von Wien 326 Cal. Für die Mitte des April ist diese Wärmemenge unter 48° N. B. 646 Cal.[1]

Es ist somit für *Poa annua*

Anfangs März, Cairo	*L* (min)	=	53·2 Calor.
» » , Wien	»	=	108·6 »
Mitte April, Wien	»	=	92·2 »

Wie man sofort sieht, lehrt auch diese Berechnung, dass in Wien zu der Zeit, in welcher der mittägliche Sonnenstand dem von Cairo gleicht, wegen der gleichzeitig in Wien herrschenden relativ niedrigeren Temperatur daselbst eine grössere Lichtintensität zum Gedeihen der *Poa annua* erforderlich ist, als in Cairo.

Zusammenfassung der wichtigeren Ergebnisse.

1. Es wurde zunächst die chemische Intensität (*J*) des den Pflanzen von aussen zufliessenden Lichtes im Vergleiche zur chemischen Intensität des gesammten Tageslichtes bestimmt und daraus der »specifische Lichtgenuss« (*L*) der Pflanzen abgeleitet: d. i. das Verhältniss der Gesammtintensität des auf die Pflanze einwirkenden Lichtes zur Gesammtintensität des totalen Tageslichtes.

2. Es wurden die Beleuchtungsverhältnisse der Pflanze, erstlich mit Rücksicht auf die Qualität des Lichtes (Gesammtlicht, diffuses Licht, directes Sonnenlicht), sodann mit Rücksicht auf die Beleuchtungsrichtung (Oberlicht, Vorderlicht, Unterlicht) erörtert.

3. Der Lichtgenuss einfach gebauter Pflanzen (Flechten, Kräuter, Stauden etc.) ist für eine bestimmte Pflanze innerhalb bestimmter Grenzen constant. Die Werthe von *J* und *L* sind aber abhängig, *a)* von der geographischen Breite, *b)* von der Seehöhe, endlich *c)* von der Entwicklungszeit innerhalb der Vegetationsperiode.

4. Der Lichtgenuss der Holzgewächse unterliegt demselben Gesetze; es erreicht aber die Intensität des Innenlichtes des Baumes erst von einem bestimmten Entwicklungszustand an einen — innerhalb bestimmter Grenzen — stationären Werth.

5. Dieser stationäre Werth kommt dadurch zustande, dass von einem bestimmten Entwicklungszustande angefangen dem

---

[1] Nach gefälligen Mittheilungen meines Collegen Hofrath J. Hann.

Zuwachs eine proportionale Zweigreduction im Inneren der Baumkrone folgt.

6. Die Zweigreduction im Inneren der Baumkrone ist ein complicirter Process, welcher zum Theile durch äussere Factoren, zum Theile durch erblich festgehaltene Organisationseigenthümlichkeiten hervorgerufen wird. Die in diesem Process eingreifenden Hauptfactoren sind: 1. Hemmung der Sprossbildung durch verminderte Beleuchtung, 2. Verminderung der Bildung von Seitenzweigen durch sympodiale Sprossentwicklung, 3. Eintritt eines Lichtminimums bezüglich der Assimilation, 4. Vertrocknung der Zweige bedingt durch verminderte Saftleitung in Folge unterdrückter Transpiration der reducirten Laubsprosse.

7. Die im Inneren der Krone herrschende Lichtintensität unterliegt einer täglichen Periode.

a) Im Beginne der Belaubung und bei schwach belaubten Bäumen ist die Intensität des Innenlichtes der Bäume der Intensität des totalen Tageslichtes proportional.

b) Bei dichtbelaubten Bäumen tritt Mittags in der Regel ein Lichtminimum ein, d. h. die Intensität des inneren Baumlichtes erfährt zur Zeit des höchsten Sonnenstandes eine häufig starke Depression, hervorgerufen durch die fixe Lichtlage der Blätter, welche dem Eintritt des Zenithlichtes ein grosses Hinderniss entgegenstellt.

c) Bei Bäumen, welche ihre Blätter bei Eintritt der fixen Lichtlage zum Theil nach dem Vorderlicht, zum Theil nach dem Oberlicht orientiren (Birke), ist das Mittagsminimum von zwei Maximis begrenzt.

d) Bei Bäumen, deren Blätter dem Zenithlichte ausweichen *(Robinia)*, kann sich bei schwacher Belaubung ein Mittagsmaximum einstellen.

8. Bei sommergrünen Gewächsen unterliegt die Intensität des Innenlichtes der Baumkrone einer Jahresperiode, indem vom Beginne der Belaubung an bis zur Erreichung des stationären Werthes das Mittagsminimum sinkt.

9. Die stationär gewordenen Minima des Innenlichtes der Bäume sind für bestimmte Species innerhalb bestimmter, durch die Variation der Art bedingten Grenzen im Mittel constant. So

ist für Wien (Juni) beim Buchsbaum $L = {}^1/_{108}$, bei der Buche (Waldform) $^1/_{60}$, *Acer campestre* $^1/_{43}$, *Pinus Laricio* $^1/_{11}$, Birke $^1/_9$, Lärche $^1/_5$ etc.

Sehr gering sind die Intensitätswerthe des Innenlichtes der sogenannten »Schattenbäume«, welche in den Tropen zur Abhaltung zu starken Sonnenlichtes in Kaffee- und anderen Plantagen benützt werden. Es wurde gefunden für *Albizzia moluccana* $L = {}^1/_{2\cdot8}$, für *Cedrela odorata* $L = {}^1/_{3\cdot7}$ und für *Pithecolobium Saman* $L = {}^1/_{4\cdot2}$.

10. Im grossen Ganzen hat das directe Sonnenlicht für die Pflanze nur eine untergeordnete Bedeutung. Nur im arktischen und alpinen Gebiete und nur in den kalten Abschnitten der Vegetationsperiode kommt dasselbe zur grösseren Geltung. Wichtiger für das Pflanzenleben ist das geschwächte Sonnenlicht und besonders das diffuse Tageslicht. Dem Einflusse des letzteren kann sich die Pflanze während der Zeit ihrer Beleuchtung nie entziehen, während die Organe, besonders die Blätter vieler Gewächse, Einrichtungen besitzen, um dem intensiven Sonnenlichte auszuweichen, ja durch Parallelstellung mit den einfallenden Strahlen sich dem Einfluss des Sonnenlichtes zu entziehen.

Die hohe Bedeutung des diffusen Tageslichtes für die Pflanze geht schon aus der vom Verfasser im Jahre 1880 constatirten Thatsache hervor, dass sich die Blätter der meisten Pflanzen senkrecht auf das stärkste diffuse Licht des Standortes stellen, also die »fixe Lichtlage« durch das diffuse Licht bewerkstelligt wird.[1]

11. Je grösser die herrschende Lichtstärke ist, desto kleiner ist in der Regel der Antheil, der vom

[1] Dass auch für die Meeresalgen das diffuse Licht von grösster Bedeutung ist, geht aus den werthvollen Untersuchungen hervor, welche Berthold im Golf von Neapel ausführte (Berthold, Über die Vertheilung der Algen im Golf von Neapel. Mittheilungen aus der zoolog. Station in Neapel, Bd. III, 1882, S. 303 ff.).

Berthold hat allerdings keine Messungen der Lichtintensität ausgeführt, sondern nur aus den durch den Augenschein ermittelten Lichtverhältnissen der Standorte auf das Lichtbedürfniss der Algen geschlossen. Er fand (v. l. c. S. 415), dass die grösste Zahl der Algenformen sich in der Nähe der Schatten-

Gesammtlichte der Pflanze zugeführt wird. Dieser Lichtantheil wächst im grossen Ganzen in der Richtung vom Äquator zu den Polargrenzen der Vegetation und sinkt vom Frühling bis zum Hochsommer. Auch im Laufe des Tages ist in der Regel zu Mittag, wenn die Intensität des Lichtes das Maximum erreicht, in der Krone dicht belaubter Bäume die Lichtmenge (abgesehen von den frühen Morgenstunden) im Vergleiche zum gesammten Tageslicht ein Minimum.

12. Mit zunehmender geographischer Breite und Seehöhe wächst das Lichtbedürfniss der Pflanze, und da auch das Lichtbedürfniss einer Pflanze desto mehr sinkt, je wärmer die Periode ist, in welcher sie lebt oder blüht, so kann es keinem Zweifel unterliegen, dass mit der Abnahme der Temperatur der Medien, in welchen die Pflanze sich ausbreitet, ihr Lichtbedürfniss steigt.

13. Aus den vorhergehenden Sätzen ergibt sich sohin, dass die volle und directe Sonnenstrahlung für das Pflanzenleben nur dann von Bedeutung wird, wenn die Medien, in welchen die Pflanze ihre Medien ausbreitet, kalt sind. Wenn also die Pflanze durch die Medien nicht die nöthige Wärme bekommt, so muss das Licht als Wärmequelle herangezogen werden. Im Vergleich zu den Pflanzen der warmen Gebiete empfangen die der kalten Gebiete eine grössere Lichtmenge, häufig in Form von Sonnenlicht, welches die Gewächse der warmen Gebiete möglichst abwehren. Die wahren Sonnenpflanzen sind demnach nicht so sehr, wie man bisher meinte, in der tropischen Zone, als vielmehr im arktischen und alpinen Gebiete zu finden.[1] Schon das Über-

---

grenze zusammendrängt und schliesst daraus auf die grosse Wichtigkeit des zerstreuten Lichtes für das Gedeihen dieser Pflanzen.

Es braucht wohl nicht besonders betont zu werden, wie wichtig es wäre, die Lichtverhältnisse der Algen mit Rücksicht auf die Tiefe des Vorkommens und auf die geographische Breite des Standortes messend zu verfolgen. Es ist zunächst nach Analogie mit den oben mitgetheilten Resultaten zu vermuthen, dass im Allgemeinen das Lichtbedürfniss der Algen bei gleicher Tiefe mit der geographischen Breite zunimmt.

[1] Damit soll nicht gesagt sein, dass Pflanzen von sehr hohem Lichtbedürfniss nicht auch in den Tropen vorkommen. Unter allen immergrünen Holzgewächsen weisen die oben angeführten sogenannten »Schattenbäume« scheinbar den höchsten (die Blättchen weichen dem intensiven Lichte aus!),

wiegen kleiner, sich nicht, oder nur wenig selbst beschattender, frei exponirter Pflanzen im arktischen und alpinen Gebiete und das Vorherrschen der Baumformen im tropischen Gebiete spricht für den hohen Lichtbedarf der ersteren und für den relativ geringen Lichtbedarf der letzteren.

14. Der factische Lichtgenuss einer Pflanze entspricht in der Regel ihrem optimalen Lichtbedürfniss. Die Pflanze sucht die Orte der für sie günstigsten Beleuchtung auf. Bei ungenügender Beleuchtung kann sie nur — etiolirt oder sonst verkümmert — bestehen, wenn sie sich ausser Concurrenz mit anderen Pflanzen befindet (z. B. im Experiment). In der Concurrenz mit anderen Pflanzen verkümmert sie an solchen Orten nicht, sondern sie geht daselbst vielmehr frühzeitig gänzlich zu Grunde.

Erklärung der Curventafeln.

Tafel I.

Darstellung des Lichtgenusses von *Cynanchum Vincetoxicum.*

——— Curve der chemischen Lichtintensität des gesammten Tageslichtes (Wien, Mitte Mai). Auf der Abscisse ist die Zeit, auf der Ordinate die Lichtintensität aufgetragen.

—·—·— Curve der oberen Intensitätsgrenze für *Cynanchum Vincetoxicum.*

.... Curve der unteren Intensitätsgrenze für dieselbe Pflanze.

Tafel II.

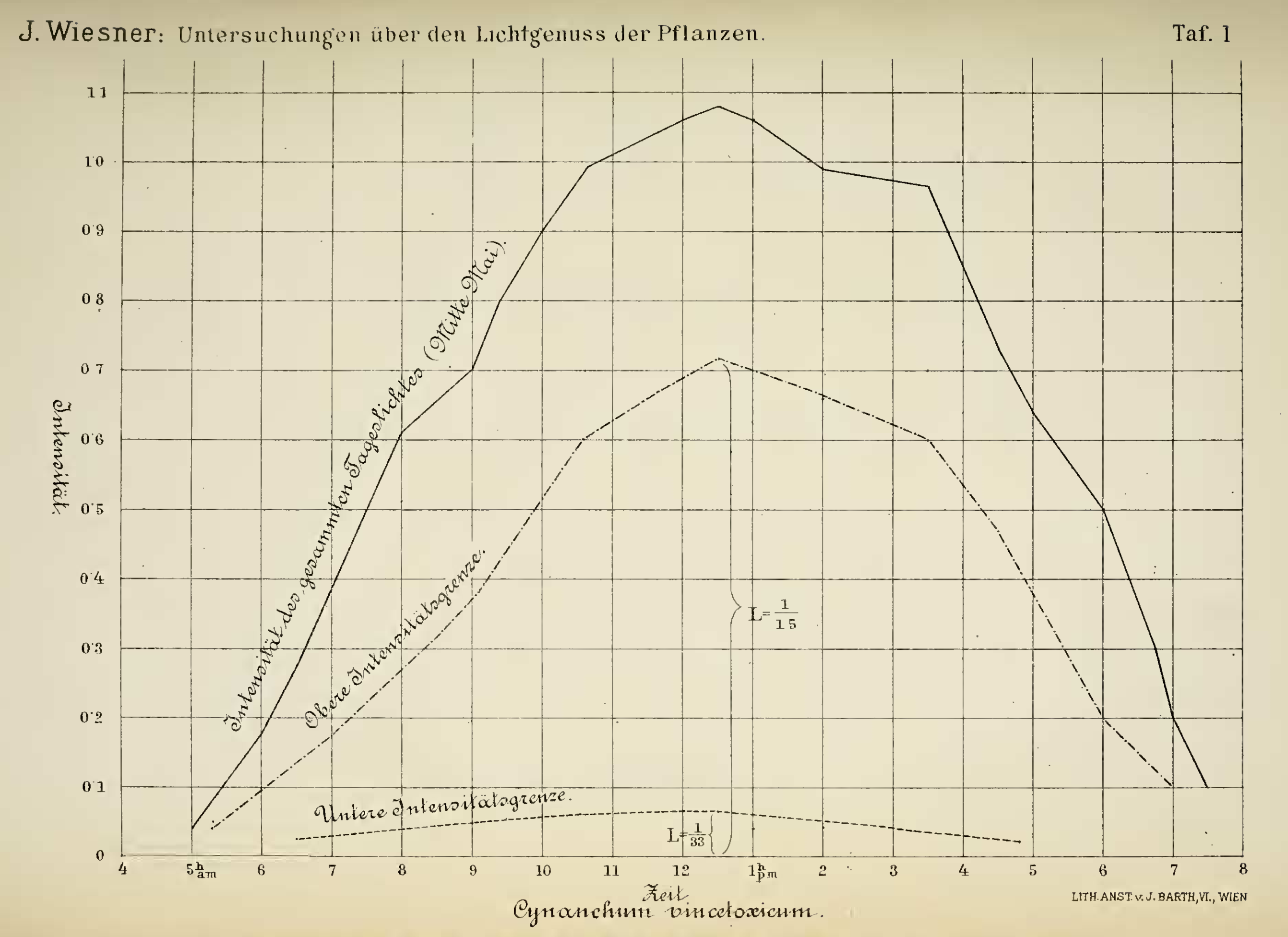
Darstellung des Lichtgenusses der Birke *(Betula alba).*

——— Wie in Taf. I, nach Beobachtungen am 29. Mai. Diese Curve bezeichnet gleichzeitig auch die obere Intensitätsgrenze für den Lichtgenuss der Birke.

...... Curve der unteren Intensitätsgrenze für die Birke. *m* Vormittagsmaximum, *m'* Nachmittagsmaximum, dazwischen die starke Depression in den späten Vormittags-, in den frühen Nachmittagsstunden und zu Mittag.

---

thatsächlich einen sehr hohen Lichtgenuss auf. In höheren Breiten, bei relativ niederer Temperatur, müsste sich aber ihr Lichtgenuss steigern. Da bei der Acclimatisation tropischer Pflanzen in Gewächshäusern kälterer Gebiete eine Steigerung der Lichtintensität ausgeschlossen ist, so muss durch möglichste Erwärmung der Pflanze für ihren Bestand gesorgt werden. Es enthalten überhaupt die oben ausgesprochenen Sätze manche bei der Acclimatisation der Pflanzen zu beachtende Directiven.



Cynanchum vincetoxicum.